

SÉRIE A N° 372

N° D'ORDRE :

1039

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Camille BRUNOTTE

AGRÉGÉ DES ÉCOLES SUPÉRIEURES DE PHARMACIE A L'UNIVERSITÉ DE NANCY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES ET ANATOMIQUES
SUR QUELQUES ESPÈCES D'IMPATIENS ET DE TROPEOLUM.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *15 g^h* 1900 devant la Commission d'examen.

MM. GASTON BONNIER . . . *Président.*

VÉLAIN } *Examineurs.*
CHATIN }

Avec 10 planches en phototypie de E. Bergeret

BERGER-LEVRAULT & C^{ie}, ÉDITEURS

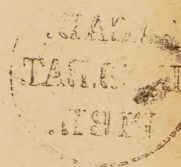
PARIS

5, RUE DES BEAUX-ARTS

NANCY

18, RUE DES GLACIS

1900



SÉRIE A N° 372

N° D'ORDRE :

1039

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Camille BRUNOTTE

AGRÉGÉ DES ÉCOLES SUPÉRIEURES DE PHARMACIE A L'UNIVERSITÉ DE NANCY

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES ET ANATOMIQUES
SUR QUELQUES ESPÈCES D'IMPATIENS ET DE TROPÆOLUM.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *15 juil* 1900 devant la Commission d'examen.

MM. GASTON BONNIER . . . *Président.*

VÉLAIN } *Examinateurs.*
CHATIN }

Avec 10 planches en phototypie de E. Bergeret



BERGER-LEVRAULT & C^{ie}, ÉDITEURS

PARIS

5, RUE DES BEAUX-ARTS

NANCY

18, RUE DES GLACIS

1900

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

	MM.	
Doyen	GASTON DARBOUX, Prof.	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires .	{	CH. HERMITE.
		L. TROOST.
		DE LACAZE-DUTHIERS.
		Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
Professeurs	YVES DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	GASTON BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie physique.
	KENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	MOISSAN	Chimie.
	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
Professeurs adjoints . .	RIBAN	Chimie analytique.
	RAFFY	Analyse et Mécanique.
	LEDUC	Physique.
	MATRUCHOT	Botanique.
	HAUG	Géologie.
	HADAMARD	Calcul différentiel et intégral.
Secrétaire	FOUSSEREAU.	

A MES MAITRES DE LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

M. LE MONNIER

PROFESSEUR

M. LE DOCTEUR LEMAIRE

SON ANCIEN PRÉPARATEUR

Hommage de respectueuse reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES ET ANATOMIQUES

SUR QUELQUES ESPÈCES DES GENRES

IMPATIENS (L.) ET TROPÆOLUM (L.)

INTRODUCTION

Dans un travail récent sur l'anatomie des Gentianées, l'auteur ⁽¹⁾ disait avec juste raison : « Nous pensons, avec beaucoup de botanistes, que le nombre des monographies anatomiques est encore trop restreint, pour qu'il soit possible d'émettre, au sujet des discussions soulevées par les deux écoles morphologiste et anatomiste, une opinion suffisamment fondée. Il est nécessaire d'établir une sorte de monographie anatomique comparée des différentes parties constitutives de la plante. »

Les recherches, dont les résultats vont être consignés ici, ont été faites dans le but d'étudier, chez quelques espèces appartenant aux genres *Impatiens* et *Tropæolum*, les caractères anatomiques des embryons contenus dans les graines à la maturité et, par suite, d'étudier aussi le développement de ces embryons et des appareils végétatifs auxquels ils donnent naissance.

Les différences très sensibles qui ont été constatées au cours de ces recherches prouvent nettement qu'il y a, entre

(1) PERROT, *Anatomie comparée des Gentianées*. Thèse. Paris, 1899.

diverses espèces appartenant à un même genre, des modifications profondes de structure, et, plus que jamais, on doit désirer voir faire des études monographiques, non seulement de genres voisins appartenant à une même famille, mais d'espèces voisines d'un même genre. Je suis persuadé que tel travail montrerait des modifications profondes, ainsi que celles qui seront signalées ici : 1° chez diverses espèces de *Balsamines*, où parfois on trouve un embryon sans racine principale et où d'autres fois on constate la présence de racines adventives dans le jeune embryon, et 2° chez des espèces de *Tropæolum*, où il se forme dans le jeune embryon une double coiffe à la racine principale.

Au début de ces recherches, entreprises sur les conseils de notre excellent ami, le D^r Lemaire, mon but avait été d'étudier l'origine de la racine principale et des racines adventives chez un certain nombre de Monocotylédones et de Dicotylédones, et de rechercher l'origine des formations de la coiffe double chez certains genres signalés par M. Flahault; mais au cours de ce travail, j'ai pu constater une telle différenciation de structure dans des organes semblables appartenant à des espèces si voisines, que j'ai résolu de limiter ces recherches aux seules espèces des genres *Impatiens* et *Tropæolum*, en examinant attentivement quelques types voisins depuis leur jeune âge jusqu'à leur complet développement.

Il est bien certain qu'une étude de quelques espèces appartenant à un même genre ne fournira pas des résultats aussi brillants et aussi généraux que l'étude d'ensemble d'un organe dans un groupe de plantes ou même dans une famille, mais cependant il est incontestable que les recherches de ce genre sont utiles. Des travaux ainsi faits peuvent seuls donner les renseignements nécessaires pour permettre des comparaisons entre différents individus d'un même groupe qui, apparemment, sont semblables et qui, étudiés de près, présentent des différenciations souvent importantes.

Au point de vue biologique, des études de ce genre paraissent de plus en plus s'imposer.

Chez les deux genres désignés ci-dessus, les caractères de la fleur pour chacun d'eux sont très nets et restent identiques chez toutes les espèces examinées, au point de vue morphologique.

Il en est ainsi du fruit qui, comme on sait, est élastique chez les Balsamines; aussi cette étude de la fleur restera-t-elle complètement en dehors de ces recherches; ses caractères ont été décrits et sont parfaitement connus. Mais, au sujet des graines, il existe parfois des modifications importantes intéressant la graine entière, les téguments, l'embryon qu'elle contient. L'appareil végétatif développé subit aussi des modifications dans la structure de la racine, de la tige et des feuilles. En ce qui concerne ces dernières, leurs formes générales, leur disposition sur l'axe, leur structure histologique et leurs appendices latéraux présentent des caractères spécifiques.

C'est tout cet ensemble qu'il m'a paru intéressant d'étudier, d'autant plus que plusieurs des espèces examinées ici n'ont jusqu'alors fait l'objet d'aucunes recherches anatomiques spéciales.

En présentant ce travail comme thèse pour le doctorat ès sciences naturelles à la Faculté des sciences de Paris, qu'il me soit permis de rappeler la respectueuse reconnaissance que j'ai toujours eue pour mes maîtres de la Faculté des sciences de l'Université de Nancy : M. le professeur Le Monnier et son ancien préparateur, M. le Dr Lemaire, qui m'a donné l'idée première d'entreprendre ce travail.

Je tiens à remercier vivement ici M. Guignard, directeur de l'École de pharmacie de Paris, membre de l'Institut, qui m'a toujours encouragé par ses bons conseils, et M. le professeur Bonnier, de la Sorbonne, membre de l'Institut, qui a bien voulu examiner ce modeste travail et qui m'a accueilli dans son laboratoire avec tant de bienveillance.

Toutes ces recherches ont été faites dans les laboratoires mis à ma disposition à l'École supérieure de pharmacie de l'Université de Nancy. Je ne saurais oublier aujourd'hui l'accueil qui m'a été fait par tous les professeurs, mes anciens maîtres, et en particulier par M. le professeur Bleicher, lors de mon agrégation d'histoire naturelle ; et je les prie d'agréer, avec mes remerciements, l'assurance de tout mon dévouement.

Je remercie tout particulièrement MM. les professeurs Godfrin, Delcominète et Held qui m'ont fait quelques-unes des photographies qui accompagnent ce travail.

Ordre suivi dans l'exposé des faits.

1° Liste des plantes examinées ; leur diagnose, leurs synonymies.

A) *Impatiens* ; B) *Tropæolum*.

2° Technique. Méthodes nouvelles de recherches pour l'examen facile des divers organes à étudier par transparence : courses de faisceaux, nervations des feuilles, histologie de ces feuilles, nectaires extra-floraux.

3° Bibliographie. L'historique bibliographique des travaux publiés sur les deux genres étudiés devrait trouver place ici ; il sera fait au début de chacun des chapitres qui suivront, car les travaux antérieurs devant être rappelés pour chacun des organes étudiés, et discutés s'il y a lieu, il y aurait double emploi en publiant un historique d'ensemble. (Les indications des ouvrages cités seront en note.)

4° Étude de la graine mûre chez les espèces du genre *Impatiens*.

a) Caractères morphologiques externes et internes de la graine et de l'embryon qu'elle contient à la maturité et au moment de la germination. Caractères particuliers de quelques germinations.

b) Étude histologique des téguments des graines.

5° Développement et structure de l'appareil végétatif des diverses *Balsamines* étudiées.

Structure histologique de :

a) Racine : périodes primaire et secondaire.

b) Axe hypocotylé ; structure des cotylédons.

c) Tige aérienne.

d) Disposition des feuilles sur la tige ; leurs formes variables chez *Impatiens* et chez *Tropæolum*.

e) Structure histologique des pétioles et des limbes foliaires chez les *Impatiens*.

f) Nectaires extra-floraux ; leurs formations, leur structure histologique, leur sécrétion (*Impatiens*).

6° Graine et fruit des *Tropæolum*. Développement de l'embryon. Formation spéciale au sommet radiculaire de l'embryon.

7° Conclusions.

8° Dix planches accompagnent ce travail. Ces planches en partie représentent des photographies d'organes ou de coupes ou des dessins faits d'après nature.

SUJET D'ÉTUDES

Les plantes examinées ont été choisies parmi celles faciles à se procurer et à avoir toujours sous la main en assez grande quantité. En ce qui concerne les *Impatiens*, qui sont toutes, sauf une, des plantes étrangères à notre région, il a fallu forcément se restreindre à un certain nombre d'espèces ; d'ailleurs, parmi toutes ces espèces étudiées, il en est qui ont été décrites sous des noms très variables, la plupart des auteurs omettant de faire suivre du nom du descripteur celui de la plante étudiée. Il en résulte, et cela est le cas pour les diverses espèces d'*Impatiens*, qu'une véritable confusion a été faite : telle espèce étant étudiée par un auteur sous le nom de *I. scabrida*, par exemple, par

d'autres sous les noms de *I. tricornis*, *I. cristata*, *I. Hamiltonia*, etc...

Dès le début de cet exposé, il est donc absolument indispensable de bien préciser les caractères de chacune des espèces, leur synonymie s'il y a lieu et tous faits qui seront nécessaires pour nettement établir la diagnose de chaque espèce.

1° *Impatiens*.

Impatiens Noli-tangere, L., qui est la seule espèce indigène vraiment rustique et appartenant à la flore de France, a été décrite autrefois par Saint-Lager ⁽¹⁾ sous le nom de *I. penduliflora*, et par Scopoli ⁽¹⁾ sous celui de *Balsamina Noli-tangere*. Elle présente les caractères suivants: plante annuelle de 2 à 5 décimètres, un peu épaisse, glabre et d'un vert tendre. Tige dressée, rameuse, épaissie aux nœuds. Feuilles alternes étalées, ovales ou elliptiques lancéolées, la plupart obtuses, les supérieures aiguës tronquées ou atténuées à la base, lâchement crénelées. Pédoncules axillaires étalés portant de deux à cinq fleurs. Fleurs pendantes, les latérales apétales, les pétalées à éperon recourbé au sommet. Capsule oblongue, linéaire, pendante, aiguë, à cinq côtes longitudinales, ce qui la rend pentagonale. Graines ovales, grosses, ridées, striées.

Impatiens parviflora, D. C., est ainsi décrite: feuilles alternes, pédoncules floraux dressés à trois ou quatre fleurs, feuilles ovales, acuminées, dentées en scie, mucronées. Fleur avec un éperon droit. Plante annuelle; cette espèce bien connue, d'origine exotique, s'est acclimatée dans nos jardins.

Impatiens Balsamina, L., qui a été décrite par De Candolle sous le nom de *Balsamina hortensis* ⁽²⁾, a ses pédicelles

(1) *Étude des fleurs*. Éd. 8, p. 150. — Voir *Flore*, ROUY et FOUCAUD, p. 129, t. IV.

(2) *Prodromus*, p. 685, t. I.

nombreux, réunis ; les feuilles sont lancéolées, alternes dans la région supérieure de la tige. Les fleurs ont un éperon court.

Cette espèce, originaire de l'Inde orientale, est la plus connue de toutes ; c'est elle qui fournit les nombreuses variétés horticoles à fleurs doubles. Le fruit qui, comme toujours, chez le genre *Impatiens*, est déhiscient avec élasticité, s'ouvre à la maturité en divisant ses valves de haut en bas, alors que le fruit de *Impatiens Noli-tangere* ouvre les siennes de bas en haut.

Impatiens Roylei, de Walpers, désignée également sous les noms de *I. glandulifera* et *glanduligera* par Royle, est aussi parfois appelée *I. Royleana*.

Cette espèce fait partie des Balsamines à capsules linéaires, à feuilles opposées ou verticillées ⁽¹⁾. L'appareil végétatif en est robuste, glabre, les feuilles habituellement opposées sont lancéolées, pointues ou ovales, dentelées avec dents aiguës. Stipules pointues. Pédoncules floraux subterminaux, à fleurs disposées en sorte d'ombelles ou en grappes. Éperon court, capsule renflée et formant un petit bec courbé à l'extrémité. Fleurs habituellement rosées ou rouges. Sépales verts. Graines larges, ovoïdes, à enveloppe assez épaisse paraissant spongieuse.

Impatiens Scabrida, D. C., est ainsi décrite dans le Pro-drome ⁽²⁾ : pédoncules à trois ou quatre fleurs, dressés et beaucoup plus courts que la feuille. Feuilles ovales, acuminées et dentées en scie des deux côtés. Les plus jeunes feuilles, ainsi que la tige, sont rudes au toucher ; en vieillissant, elles deviennent glabres. Fleurs jaunes à éperon très long. Cette espèce, qui fait partie du groupe des *Axillifloræ* ⁽¹⁾, est désignée par Lindley sous le nom de *I. tricornis* ; par Wallich sous les noms de *I. cristata* et *I. Calycinina*. On lui a prêté également le nom de *I. Hamiltoniana* ⁽³⁾.

(1) *Flora British India* de HOOKER, t. I, p. 468-472.

(2) *Prodromus*, p. 635, t. I.

(3) ENGLER et PRANTL, *Balsaminacæ* (Varburg, Reiche), fascicule 128, p. 391, 1895.

Elle est originaire de l'Himalaya. Est assez fréquemment cultivée.

Impatiens longicornu, de Wallich, correspond à une espèce également décrite par le même auteur sous le nom de *I. bicornuta* et est réellement l'ancienne espèce *I. leptoceras* de De Candolle. Elle a ses pédoncules floraux dressés portant de six à huit fleurs en grappes. Ses feuilles sont glabres, oblongues, atténuées, dentées en scies et mucronées. L'éperon est mince, droit et très long. Cette espèce, qui avait été signalée par Wallich in *Napauliâ*, présente deux variétés, l'une à pétioles foliaires courts, l'autre à pétioles foliaires longs. Elle fait partie du groupe des *Racemosæ*.

Impatiens Sultani, originaire de Zanzibar, a été décrite par Hooker, directeur du jardin de Kew. Cette espèce, qui a fait l'objet d'un travail sur lequel j'aurai à revenir fréquemment, est décrite dans ce travail publié par W. Hermann⁽¹⁾. Elle est signalée dans l'ouvrage précédemment cité de Engler et Prantl comme une nouvelle espèce à éperon plus long que les fleurs, et trouvée dans la Sierra-Leone de l'Afrique occidentale. Elle est actuellement très peu cultivée dans les jardins ou les serres. Elle porte de nombreuses fleurs rouges qui apparaissent successivement sur l'appareil végétatif et y persistent pendant longtemps.

Impatiens auricoma est une espèce plus récemment connue encore. Elle n'a fait jusqu'alors l'objet d'aucune recherche anatomique. Introduite par hasard dans l'horticulture française, elle a été décrite par M. Poisson, du Muséum, dans le journal *le Jardin* en 1893, et sa diagnose, donnée par M. Baillon⁽²⁾, est la suivante : plante herbacée glabre, atteignant de 60 centimètres à un mètre. Feuilles amples, lancéolées, membraneuses, avec un pétiole linéaire. Elles sont souvent dentelées, glanduleuses. Fleurs jaunes, longuement pédonculées, et cependant à éperons égaux à peine au pé-

(1) *Untersuchung einiger Arten der Gattung Impatiens*, Freiburg-i.-Br., 1886.

(2) *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Paris*, n° 75, p. 596. — *Liste des plantes de Madagascar, genre Impatiens*, M. H. BAILLON.

tiolle. A cette description, on peut ajouter que la tige est charnue, glabre, assez ramifiée; que les fleurs sont souvent réunies au sommet des rameaux et sont vivement colorées en jaune d'or brillant.

La description donnée par M. Baillon est suivie d'une note permettant de croire que cette espèce correspond peut-être à celle qui est décrite avec doute par De Candolle sous le nom de *Balsamina? madagascariensis* ⁽¹⁻²⁾.

2° *Tropæolum*.

Au sujet des *Tropæolum*, deux séries de recherches ont été faites : les premières, s'occupant surtout de l'embryogénie, ont dû être faites sur des plantes faciles à cultiver et dont je pouvais avoir constamment, à la belle saison, des fleurs fraîches sous la main. Je n'ai donc pu m'adresser pour cette étude qu'à des espèces bien déterminées, sans m'occuper des variétés nombreuses créées par l'horticulture, et je me suis arrêté aux espèces : *Tropæolum majus*, L.; *Tr. minus*, L., et *Tr. aduncum*, Sm., ou *Tr. peregrinum*, Jacq., dont on trouvera plus loin les diagnoses.

La deuxième série de recherches faites en vue surtout de la comparaison de l'appareil végétatif et de la morphologie des feuilles a compris un plus grand nombre d'espèces que

(1) *Prodrome*, t. I, p. 686.

(2) Les espèces Linnéennes citées ci-dessus sont décrites ainsi (*Systema Vegetabilium*, p. 807-808) :

- I. Balsamina*. — Pedunculis aggregatis, foliis alternis lanceolatis serrulatis, calcare corollam æquante (*I. coccinea* Sims. *I. capensis*. Thunb.) (Ind. orient.) (Amér. tropic.).
- I. Noli-tangere*. — Foliis oblongo ellipticis, inæqualiter dentatis, mucronatis, flaccidis, calcare incurvo floribus breviori (Europ. Amer. bor. Asia med.).
- I. parviflora* (Cand.). — Foliis ovatis, acuminatis, mucronato-serratis, floribus erectis, calcare recto (Mongolia).
- I. scabrida* (Wall.). — Pedunculis erectis folio brevioribus, foliis oblongis utrinque attenuatis, serratis, junioribus scabris, calcare longissimo (Nepal).
- I. leptoceras* (Wall.). — Foliis oblongis utrinque attenuatis, mucronato-serratis glabris, calcare tenui recto longissimo (Nepal).

j'ai pu examiner dans les herbiers du Muséum ⁽¹⁾ et a porté sur les espèces suivantes : *Tr. longifolium*, de la Nouvelle-Grenade ; *Tr. pentaphyllum*, Lam., de l'Amérique méridionale ; *Tr. Brachyceras*, de Hooker, du Chili austral ; *Tr. ciliatum*, Ruiz et Pavon, qui ressemble beaucoup à *Tr. aduncum*, et qui est également originaire du Chili ; *Tr. sessilifolium*, Popp et Endlicher ; *Tr. Deckerianum*, Moritz, appelée aussi *Tr. trilobum* à cause de la forme de ses feuilles, et qui est originaire du Venezuela.

Je donnerai ici seulement les diagnoses des espèces étudiées au point de vue du développement de l'embryon ; elles ne prêtent d'ailleurs à aucune discussion.

Tropæolum majus, L. — Foliiis peltatis orbiculatis repandis, nervis margine petalisque obtusis. Syn. : *Tr. hybridum*, L. (anamorphosis).

Tropæolum aduncum, Sm. — Foliiis subcordato peltatis 5-7, lobis subtus glaucis, lobis incisus obtusis, petalis majoribus lobatis, minoribus inciso fimbriatis, calcare adunco petala majora æquante. Syn. : *Tr. peregrinum*, Jacq.

Cette espèce se prête tout spécialement aux études embryologiques. Elle porte ses fleurs sur de longs rameaux terminaux sur lesquels on peut toujours assez facilement trouver tous les stades de développement de l'embryon. Alors que les fleurs de la partie inférieure du rameau sont déjà fécondées, celles de la partie supérieure sont seulement en voie de formation. De plus, cette espèce est très florifère.

On trouvera la diagnose des autres espèces signalées et même des dessins représentant certaines d'entre elles dans les ouvrages de description, entre autres dans l'ouvrage d'Engler et Prantl ⁽²⁾ où K. Reiche a donné une étude assez complète du groupe des Tropéolées.

(1) C'est grâce aux collections du Muséum mises à ma disposition que j'ai pu comparer les diverses formes des feuilles et de l'appareil végétatif des *Tropæolum*. Je remercie M. Poisson de son obligeance et de son accueil ; qu'il me soit permis de rappeler ici le souvenir du regretté M. Franchet qui, au cours de mes recherches dans les herbiers, m'a été si utile.

(2) ENGLER et PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien : Tropæolacées*, von K. Reiche. Lieferung, 47.

TECHNIQUE

Les anatomistes qui se livrent à des recherches histologiques se rapportant à l'étude de la course des faisceaux ou à l'anatomie générale, savent combien il est difficile de se rendre compte d'une façon nette, par la méthode des coupes, de la structure complète d'un organe. On sait aussi la difficulté que l'on rencontre pour obtenir les séries de préparations nécessaires permettant, par la reconstitution des plans successifs, de rétablir et de comprendre la structure d'ensemble. A plus forte raison, lorsqu'il s'agit d'étudier des embryons jeunes et de rechercher les relations vasculaires qui existent dans leurs diverses parties, rencontre-t-on de sérieuses difficultés ; il est même certaines feuilles minces, délicates qui ne se prêtent que très difficilement à l'étude, par la méthode des coupes.

Dans le cours des recherches entreprises en particulier chez les Balsaminées, j'ai rencontré de telles difficultés techniques que j'ai été forcé de chercher des procédés nouveaux d'observations. Ces procédés applicables d'une façon générale à l'étude des organes végétaux, seront consignés ici brièvement : ils ont, somme toute, pour unique but, de rendre l'organe à étudier le plus transparent possible, de façon à permettre à l'observateur de voir et de comprendre la structure d'ensemble de cet organe, et les rapports des tissus entre eux. Par la méthode des coupes à la paraffine ou au savon [procédé Godfrin⁽¹⁾] on pourra vérifier les résultats obtenus.

Tous les organes végétaux vivants ont des contenus qui, s'ils sont intéressants à certains points de vue, sont gênants pour les recherches anatomiques, et il est bien évident que

(1) GODFRIN, *Société des Sciences de Nancy*, t. 1888.

si Hegelmayer avait pu se débarrasser du contenu cellulaire qui existe au sommet de la radicule primaire de la *Capucine* jeune qu'il a étudiée, il aurait vu la prolifération des cellules de cette région qu'il semble indiquer comme problématique ⁽¹⁾.

L'idéal pour un anatomiste est en effet de voir par transparence les organes à étudier, et depuis longtemps les réactifs de dissolution et les procédés de coloration des tissus sont appliqués dans les laboratoires pour les coupes fines. J'ai voulu faire l'application de ces méthodes à des organes entiers et les résultats obtenus ont été satisfaisants.

Pour les *Impatiens* et les *Tropæolum*, deux séries de procédés ont été employés, permettant d'examiner les organes sans coloration préalable (embryon, tige, feuille, cotylédons) ou après coloration de quelques-uns des éléments (tige, feuilles).

Embryon. — Les embryons jeunes disséqués à la loupe montée, qui sont habituellement très riches en matériaux de réserve, ont été portés d'abord dans l'alcool pendant quelques minutes, puis successivement et avec grandes précautions dans l'eau de Javel et, après lavages à l'eau, dans une solution de potasse étendue. Il faut avoir soin de surveiller attentivement l'opération et arrêter l'action des réactifs juste à temps quand le jeune embryon est devenu d'un blanc clair. Après lavage à l'eau étendue de formol (5 p. 100) qui donne de la consistance aux parois cellulaires, on porte dans des alcools successifs, puis on examine directement ou après coloration. Pour la coloration j'ai employé constamment le brun de Bismarck en solution alcoolique qui colore fortement toutes les membranes cellulaires.

Après lavage à l'alcool absolu, le jeune embryon, complètement déshydraté, est porté dans un mélange de xylol et alcool, ou de toluol et alcool, ou encore dans l'essence de

(1) HEGELMAYER, *Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keime*. Stuttgart, 1878.

girofle et monté sur une plaque portant en son centre une petite cavité, de façon à permettre à l'embryon (atteignant seulement parfois un quart de millimètre de longueur) de rester en suspension dans le liquide. On peut recouvrir d'une lamelle et sceller à la cire ou au baume du Canada.

Ainsi préparés, les jeunes embryons sont visibles par transparence.

On peut aussi, à ce moment, les porter à l'étuve dans la paraffine; celle-ci pénètre assez vite, et les coupes peuvent être faites au microtome à bascule, l'orientation de l'objet à couper étant rendue plus facile par suite de la coloration.

Tige et feuilles. Course de faisceaux. — Les organes aériens qui sont recouverts par une cutine épaisse ou par un enduit cireux sont d'abord passés rapidement à l'alcool absolu et au toluène. Sur les tiges ou feuilles à cuticule épaisse, il est bon de faire quelques incisions peu profondes, permettant la pénétration des réactifs employés ultérieurement.

Après cette première opération, les organes sont reportés dans des alcools de plus en plus étendus d'eau et enfin dans l'eau pure. L'organe bien imprégné d'eau est alors soumis à l'action du chlore, soit sous forme de vapeurs (pour les organes à parois minces), soit sous forme d'eau de Javel, dans laquelle on plonge les objets à étudier et dans laquelle on ajoute quelques gouttes d'acide acétique. L'action du réactif demande à être surveillée attentivement; parfois rapide, elle est quelquefois fort longue et nécessite plusieurs heures, même des journées entières. On arrête l'action au moment où les organes en traitement sont devenus d'un blanc laiteux opaque, on les lave à l'eau en les laissant constamment submergés, puis, pour leur rendre un peu plus de consistance, car ils sont devenus friables et cassants, on traite par une solution de formol à 20 p. 100 pendant une heure à peu près. A ce moment, l'organe, toujours opaque, est porté successivement, après lavage, dans des alcools à

60°, 80°, 95°, puis dans l'alcool absolu et enfin, dans un mélange en proportion variable, suivant le degré de transparence que l'on veut obtenir, de xylol, toluol et alcool.

Si l'on veut avoir certains tissus vasculaires colorés, il faut agir de la façon suivante. Au moment où l'appareil végétatif est en pleine activité, le plonger par la base dans une solution d'un colorant d'aniline approprié (ainsi que cela a été fait pour certaines fleurs colorées artificiellement), placer les feuilles à une lumière intense et dans un courant d'air, pour favoriser la chlorovaporisation et l'absorption. Le liquide coloré, dans ces conditions, pénètre bien vite, chez les *Impatiens* en particulier, jusque dans les nervures les plus ténues. Il suffit alors de coaguler la matière colorante en place en mettant la feuille détachée ou la tige colorée dans un liquide approprié. J'ai employé fréquemment le formol pur du commerce, puis l'alcool absolu. Ces liquides, en coagulant les contenus albuminoïdes chargés de matières colorantes, dissolvent bien parfois une certaine quantité du colorant qui fuse un peu sur les côtés, mais la coagulation se fait tellement rapidement, qu'il reste suffisamment en place de colorant absorbé.

Un autre moyen de coloration spéciale pour les tissus ligneux et sclérifiés peut être également employé. Il consiste à décolorer d'abord par le procédé indiqué plus haut, puis à reporter les pièces, au sortir du formol, après lavage à l'eau, dans les réactifs ordinaires de coloration du tissu sclérifié. La fuchsine ammoniacale en particulier donne de très bons résultats pour l'étude des courses de faisceaux, dans certaines tiges. Le liquide de conservation sera toujours ou le formol, ou le mélange de xylol, toluol, alcool, nécessaire pour l'obtention de la transparence voulue.

Ces procédés ont le très grand avantage de permettre d'examiner directement, à l'œil nu ou à la loupe et au microscope, les courses de faisceaux, leurs anastomoses, les naissances de racines adventives, etc.

Les feuilles ainsi traitées peuvent être étudiées entières,

sans qu'il soit nécessaire d'en faire des coupes : en faisant descendre l'objectif du microscope avec précaution et en se servant de la vis micrométrique, il est facile d'examiner et d'étudier, *sur une seule préparation*, les épidermes supérieur et inférieur, la lame du mésophylle et la structure des faisceaux ; les parois cellulaires étant intactes et leurs épaississements particulièrement nets.

Applicable à un grand nombre de plantes, mais plus spécialement à celles qui, comme les Balsamines, sont très riches en eau, ce procédé peut être généralisé et donner, j'en suis convaincu, de très bons résultats, et peut servir à l'établissement de collections végétales et de pièces de démonstrations botaniques utiles pour les cours, les travaux pratiques et les études anatomiques végétales en général ⁽¹⁾.

(1) Une série de 12 flacons contenant divers organes : tiges, feuilles, fleurs, inflorescences, fruits divers, a été envoyée à l'Exposition universelle de 1900 avec les produits envoyés par l'Université de Nancy, École supérieure de pharmacie.

ÉTUDE DES GRAINES

Historique. — Les observations faites sur les graines d'*Impatiens* n'ont, jusqu'alors, pas été faites complètement en vue de l'étude de l'embryon, et les botanistes descripteurs donnent, au sujet de ces graines, des caractères qu'il est bon de rappeler, afin de montrer dès le début de ce chapitre tout l'intérêt qu'il y avait à reprendre cette étude.

Le Maout et Decaisne ⁽¹⁾ donnent les caractères suivants de la graine du genre *Impatiens* : « Graine pendante, elliptique, arrondie, un peu comprimée, à testa membraneux, ponctué, tuberculeux, glabre ou velu. Embryon exalbuminé, droit ; cotylédons plans, convexes, charnus ; radicule très courte, supère. »

Presque tous les auteurs déjà anciens s'accordent à dire : graines pendantes nombreuses, sans albumen, embryon droit, radicule correspondant au hile.

Bentham et Hooker, dans leur *Genera plantarum*, confirment également cette manière de voir, et disent, à propos des graines de Balsaminées ⁽²⁾ : *Seminum testa glabra vel villosa ; albumen 0 ; embryo rectus, cotyledonibus plano-convexis, radicula supera.*

Dans l'ouvrage de Engler et Prantl ⁽³⁾, sous la signature Vaarburg et Reiche, les graines de Balsamines sont ainsi décrites : graines sans albumen, provenant d'ovules ascendants, à raphé dorsal, radicule peu visible à la partie supérieure.

Au point de vue de la germination, il est à remarquer que la radicule possède déjà dans la graine à l'état de repos

(1) *Traité général de botanique*, p. 363. Paris, 1876.

(2) *Loc. cit.*, t. I, p. 277. BENTHAM et HOOKER.

(3) ENGLER et PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, 1895.

(chez les espèces examinées à ce sujet) quatre radicules adventives. Quant aux cotylédons, des espèces à graines dures et très développées telles que *I. Balsamina*, ils possèdent, comme substances de réserve, de l'huile, de l'aleurone et aussi un hydrate de carbone qui se dépose dans la membrane épaissie (voir Heinricher, page 28).

S'il est vrai qu'à la maturité de la graine, quand les cotylédons sont très fortement accrus, les téguments de la graine sont aussi profondément modifiés, il n'en est pas moins vrai, comme M. Guignard (1) l'a nettement démontré, qu'il existe un reste de l'albumen incomplètement digéré par l'embryon et qui, quoique réduit à une assise de cellules, n'en persiste pas moins très visible dans la graine mûre.

Si l'on ajoute à ce caractère important, signalé par M. Guignard chez *I. parviflora*, le caractère tiré de la présence de deux téguments à l'ovule qui persistent également à la maturité (2), et si l'on se rappelle que l'un d'eux est souvent très réduit et aplati, il en résulte que les définitions, données ci-dessus, des graines de Balsaminées doivent être modifiées ainsi :

Graines pendantes à testa membraneux, formé par deux téguments ; embryon droit, entouré d'un albumen très réduit, radicule correspondant au hile ; et encore devrait-on ajouter une restriction relative à l'avortement de la radicule, puisque, comme on le verra dans la suite de ces observations, il est au moins un cas où cette radicule n'existe pas.

L'étude des graines des Balsaminées a été déjà entreprise par un bon nombre d'auteurs, dont le but était de faire une étude spéciale des tissus ou de leur contenu cellulaire, tels que : matières amylacées, parois de cellules des cotylédons contenant des réserves hydrocarbonées, etc...

(1) GUIGNARD, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. *Journal de botanique*. Paris, 1893.

(2) VAN TIEGHEM, *Éléments de botanique*, 3^e édition. Paris, 1898.

Un mot relatif à l'historique de cette question paraît utile.

Un travail des plus importants parmi les travaux récents relatifs à ces graines, est sans contredit celui de Heinricher ⁽¹⁾, qui étudie un certain nombre de graines d'*Impatiens* et qui signale la présence de racines latérales dans l'embryon.

En ce qui concerne l'embryon de l'*I. Noli-tangere*, celui qui nous intéressera plus particulièrement et plus longuement dans ce chapitre, à cause des nombreuses particularités qu'il présente, Heinricher signale, d'après les travaux de Klebs ⁽²⁾, la présence d'une racine principale qui est, au début, plus petite que les quatre racines latérales.

Après la formation de l'embryon, dit-il, les quatre racines latérales font saillie au dehors, dans la région du collet, surpassent en longueur la racine principale, et c'est seulement plus tard que celle-ci se développe comme celles-là ⁽³⁾. Il compare à ces *Impatiens* le genre *Cucurbita* chez lequel, d'après Gœbel ⁽⁴⁾, il y a déjà dans la graine une racine principale et des racines latérales. Ce cas est connu aussi, et il est fréquent, ajoute-t-il, chez les Graminées.

Entrant dans la description rapide de l'embryon d'*I. glanduligera* (Royle), Heinricher ⁽¹⁾ constate la présence de quatre racines latérales qui sont à la même hauteur, forment un *viergliedrigen Quirl*, verticille à quatre branches. Il fait ensuite une comparaison entre les graines (page 181) des Balsamines et des Capucines, au point de vue du testa, et après des considérations d'ordre physiologique, il arrive à des conclusions générales, dont une surtout nous intéresse pour le moment. Chez toutes les espèces du genre *Impatiens*, l'embryon (*der Embryo aller Impatiensarten*) a

(1) EMIL HEINRICHER, *Zur Biologie der Gattung Impatiens*. In Flora, 1888.

(2) KLEBS, *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung* (page 598).

(3) Loc. cit... Erst später komme diese jenen nach.

(4) GÖBEL, *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*, in *Schenk's Handbuch der Botanik*. Band III, p. 175.

déjà dans la semence quatre racines *neben* qui se développent vite et assurent la fixation de la jeune plante dans le sol.

En ce qui concerne la racine principale donc, Heinricher paraît toujours admettre la présence de cette racine, même chez *I. Noli-tangere*, qui est dans la liste des plantes qu'il cite comme ayant été étudiées, si on s'en rapporte à la phrase citée plus haut ; mais cependant il paraît faire une restriction et n'être pas complètement fixé à ce sujet. En effet, après avoir textuellement dit : « La racine principale commence énergiquement à croître et, précédant dans son développement les racines latérales, elle pénètre dans la terre ; bientôt suivent les racines adventives ⁽¹⁾ et la fixation de la plante dans la terre, qui se fait déjà par la racine principale, est secondée par la formation rapide des quatre racines adventives, et il ajoute en note que dans quelques cas (il ne dit pas lesquels), « la racine principale reste en « arrière comme développement, ou même dépérit complètement. »

Les figures qui accompagnent ce travail, un des plus importants relatif à cette question, représentent surtout des sections d'embryon d'*I. glanduligera* et une plantule en germination de *I. Balsamina*.

Dans un travail antérieur relatif aux racines chez les Phanérogames, Reinke ⁽²⁾, en 1871, avait déjà publié quelques observations relatives au genre *Impatiens* et avait constaté que lors de la germination des graines de *I. Balsamina*, *I. glanduligera* et *I. parviflora*, on voyait immédiatement la racine principale apparaître hors de l'embryon, formant comme une petite pointe, entourée d'un anneau arrondi. « On voit bientôt, dit-il, sur cet anneau se former

(1) HEINRICHER emploie dans son texte indistinctement les mots *Nebenwurzel* et *Seitenwurzel* pour désigner les mêmes racines figurées dans les planches qui accompagnent son travail.

(2) REINKE, *Die Phanerogamenwurzel*, in *botanische Abhandlungen Honstein's*. Bonn, 1871.

quatre *Seitenwurzeln* qui déjà existaient dans l'embryon; elles se développent la plupart du temps avec la racine principale. »

Reinke signale ensuite la présence, chez les *Impatiens*, de *Beiwurzeln* qui sont des racines adventives nées, non pas sur une racine mère, mais bien sur une tige ou sur une feuille, et il ajoute que chez *I. parviflora* il se fait à la partie inférieure de la tige, au niveau du sol, de pareilles formations. Nous aurons occasion de revenir sur ce sujet plus loin, dans l'étude de l'appareil végétatif.

Le mémoire de M. Janczewski ⁽¹⁾ établit, relativement à la structure du sommet de la racine chez les Phanérogames, comme on sait, cinq types distincts auxquels se rattachent tous les végétaux étudiés. En ce qui concerne l'*Impatiens*, la racine de ce genre appartiendrait au type *Helianthus* de Janczewski, qui comprend trois sortes de tissus : une coiffe, une écorce, un cylindre central. Ici l'épiderme serait formé par l'assise génératrice de la coiffe transformée. C'est d'ailleurs ce type qui est attribué par Reinke aux Angiospermes.

Les conclusions de cet auteur paraissent conformes à celles données dans tous les travaux antérieurs. Au sujet du genre *Impatiens*, Beyse ⁽²⁾, qui n'étudiait d'ailleurs que trois espèces du genre, s'exprime ainsi : « En ce qui concerne la structure et l'organisation de la coiffe de la racine chez *Impatiens*, les recherches de Reinke sont établies, on peut s'y reporter. »

M. Flahault ⁽³⁾ confirme également ces données, et il admet que la radicule de *I. Balsamina* présente le même mode de structure que celle de *Helianthus*. On trouvera plus loin la description de cette radicule.

Ainsi qu'on le voit par le court historique qui précède,

(1) Recherches sur l'accroissement terminal de la racine (*Annales des sciences naturelles*, t. XX, 5^e série, 1874).

(2) BEYSE, *Untersuchungen über den anatomischen Bau, und das mechanische Princip im Aufbau einiger Arten der Gattung Impatiens*. Nova acta. Halle, 1880. Band XLIII, n^o 2.

(3) FLAHAULT, *Accroissement terminal de la racine principale*. Thèse, Paris, 1878.

tous les auteurs paraissent être d'accord sur la structure du sommet de la racine et de la radicule chez *toutes* les espèces d'*Impatiens*. On a généralisé à *toutes les espèces du même genre* les caractères trouvés chez les espèces examinées par les auteurs précités.

L'existence d'une racine principale très développée, la présence de racines latérales sur cette racine principale, et plus tard des racines adventives sur la tige, paraissaient être également des faits constants, et pourtant W. Hermann, en 1886 ⁽¹⁾, avait fait à ce sujet une exception pour *I. Sultani* : une coupe transversale, dit-il, au travers de l'embryon montre chez toutes les graines étudiées, à l'exception de *I. Sultani*, quatre racines complètement formées.

D'après W. Hermann, *I. Sultani* ne montre dans son embryon aucune formation de racine, dans la graine mûre, même après un développement embryonnaire de plusieurs journées dans l'eau ; et pourtant, ajoute-t-il, de nombreuses coupes longitudinales et transversales ont été examinées. On verra plus loin que, en ce qui concerne la racine principale, une espèce de Balsamine doit aussi faire exception, et on comprendra, après ces constatations faites, qu'on ne doit plus admettre trop à la lettre les types généraux de structure de sommet de racine, tel que le voulaient Hanstein ⁽²⁾, Reinke ⁽³⁾, Janczewski ⁽⁴⁾, mais qu'au contraire il est important de pousser les investigations sur de plus nombreuses espèces.

D'ailleurs Reinke paraît déjà avoir entrevu ces exceptions possibles, car, quoique admettant que toutes les racines des Angiospermes, aussi bien Monocotylédones que Dicotylédones, ont même structure que la racine simple d'*Helianthus*, il reconnaît qu'il n'a décrit qu'un nombre restreint

(1) W. HERMANN, *Untersuchungen einiger Arten der Gattung Impatiens*. Freiburg-i.-B., 1886.

(2) HANSTEIN, *Die Entwicklung des Keimes der Monocotyl. und Dicotyl.* (Botanische Abhandl. Bonn, 1870.)

(3) Ouvrages déjà cités (p. 19).

(4) Idem.

de plantes, et, tout en faisant remarquer, à la fin de son mémoire, qu'il a étudié des représentants de presque toutes les familles indigènes, il admet qu'on pourra découvrir, *par des études plus spéciales, quelques différences*, mais il lui paraît à peine vraisemblable que ces différences soient très frappantes. M. Flahault ⁽¹⁾ a montré ce qu'il y avait à retenir des recherches de Reinke, et M. Flahault, lui-même, après avoir fait son remarquable travail sur l'accroissement de la racine, considère également qu'il reste encore à faire des recherches dans ce sens, puisqu'il dit (page 18) : « Je pense que l'étude approfondie du développement de l'embryon de quelques espèces bien choisies suffira pour confirmer les points de mes conclusions qui peuvent avoir quelque chose d'hypothétique. »

J'espère pouvoir, dans le cours de ce travail, arriver à compléter en partie les observations faites par le savant professeur de Montpellier, en ce qui concerne d'une part le groupe des Balsamines, d'autre part celui des Capucines, chez lesquelles la présence d'une gaine radiculaire a été signalée, mais dont l'origine était jusqu'alors restée inexpliquée.

(1) FLAHAULT, *loc. cit.*

DESCRIPTION

DES GRAINES D'*IMPATIENS*

L'étude de la graine sera scindée en deux parties : dans la première, j'étudierai d'abord l'amande contenue dans la graine, et dans la seconde partie, les téguments, cette étude séparée des deux parties de la graine permettant de faire, au fur et à mesure, des comparaisons entre organes de même nature.

Dès le début de ce chapitre, il est nécessaire de faire remarquer que, contrairement à ce qui a été admis jusqu'alors par tous les auteurs, mais ainsi que l'a montré M. Guignard dans son *Étude sur le tégument des graines*, il reste à la périphérie de l'amande, entre les téguments et l'embryon dans la graine mûre, une assise protéique dérivée de l'albumen, dont le tissu résorbé laisse de fins granules amylacés, à la surface de l'embryon. Toujours, dans la graine, il y a persistance de cette assise périphérique de l'albumen, que j'ai retrouvée dans toutes les espèces étudiées. Elle est plus ou moins épaisse, mais toujours présente.

Ces graines ne sont donc pas (comme on le dit encore dans presque tous les ouvrages de botanique) exalbuminées, mais possèdent bel et bien, en même temps que deux téguments, une enveloppe formée par un reste d'albumen.

Caractères histologiques de l'embryon dans la graine mûre et à la germination.

I. Balsamina. — La graine de *I. Balsamina* contient, sous ses téguments légèrement chagrinés, une amande volumineuse. Cette graine, qui est d'un brun noir, paraît com-

primée légèrement sur le côté. L'embryon contenu dans cette graine a deux cotylédons très développés. Ils sont plans, convexes ; les faces planes de ces cotylédons se touchent presque et sont très rapprochées l'une de l'autre. Sur des coupes longitudinales ou transversales, ces deux feuilles montrent une structure bien différenciée.

Les cellules les plus extérieures, qui sont prismatiques, sont toutes semblables et constituent l'épiderme. Sous cet épiderme, et du côté de la face plane du cotylédon, on trouve un tissu serré, généralement constitué par trois assises de cellules en palissade. Ces cellules prismatiques sont allongées et disposées suivant une direction perpendiculaire par rapport à l'épiderme. Cette région est celle qui, plus tard, à la germination, deviendra la face supérieure de la feuille cotylédonnaire.

Sous ce tissu, qu'on peut désigner sous le nom de tissu palissadique, se trouve un parenchyme à cellules isodiamétriques, très fortement serrées les unes contre les autres, et ne laissant entre elles que de très petits méats. Seule, la rangée de cellules la plus externe, correspondant à l'assise sous-épidermique de la face du cotylédon (qui deviendra la face inférieure de la feuille cotylédonnaire), a ces cellules un peu moins arrondies et légèrement allongées.

Le point végétatif de la jeune tige, compris, comme d'ordinaire, entre les deux cotylédons, est très réduit ; il forme un cône cellulaire à base assez large et peu élevé.

Quant à la radicule, elle est déjà très développée. M. Flahault, ainsi que Reinke, qui l'ont décrite chez *I. Balsaмина*, la comparent à celle d'*Helianthus*. Elle est très courte, et pourtant assez épaissie, son cylindre central se termine par un cône assez court avec deux grandes cellules initiales. Le péricambium n'est pas ici le résultat de la première différenciation de ces cellules. Les files cellulaires se dédoublent rapidement, les divisions qui s'y produisent sont fort irrégulières. L'écorce se développe aux dépens de quatre initiales en direction centripète, mais les couches de l'écorce

n'atteignent une grande régularité qu'à quelque distance du sommet; elles se distinguent d'ailleurs du cylindre central, aussi bien que de l'épiderme, par la présence de nombreux méats ⁽¹⁾.

Sans aucun doute, ici, l'épiderme forme la coiffe qui occupe la région terminale du sommet de la radicule. Cette coiffe, dans la graine, est formée déjà par quatre, quelquefois cinq assises de cellules nettement visibles sur la coupe longitudinale. Cette cinquième assise est, d'après M. Flahault, due déjà à une division des cellules épidermiques les plus profondes appuyées contre les initiales de l'écorce, qui ont subi de bonne heure un dédoublement tangentiel.

L'ensemble des méristèmes terminaux de cette radicule est donc constitué : 1° par un épiderme qui forme la coiffe; 2° par les initiales de l'écorce; et 3° par les initiales du cylindre central.

L'écorce se développe aux dépens de quatre initiales, cubiques généralement. Quant au cylindre central, il est formé par deux cellules initiales très grandes.

A cette radicule normalement constituée fait suite, en formant corps avec elle, une région hypocotylée qui paraît très développée, en comparaison de la radicule très peu épaissie. La base de la radicule considérablement élargie (voir pl. II, fig. 2 et 5) est appliquée à l'extrémité de l'axe hypocotylé qui en a la même dimension. Cette région hypocotylée, dans laquelle aucune différenciation vasculaire n'est encore visible, présente cependant des formations de racines latérales.

Il est difficile, avant la germination et alors que les tissus sont encore à l'état de méristèmes, de différencier exactement la région où commence la tigelle et où finit la racine, puisque les faisceaux vasculaires et libériens n'existent pas encore. C'est pour cette raison que la dénomination de *région hypocotylée* doit être gardée ici; il ne sera possible de

(1) *Loc. cit.*

limiter exactement la région radiculaire qu'au moment où l'étude du développement de l'embryon sera faite complètement. Mais en examinant attentivement les coupes longitudinales et même transversales, on peut cependant voir assez nettement l'assise correspondant à l'endoderme qui se continue, comme on sait, aussi bien dans la racine que dans la tige, et on peut suivre très exactement aussi l'assise péricyclique.

L'ébauche des quatre racines latérales, que beaucoup d'auteurs (1) ont décrites lors de la germination de la graine chez *I. Balsamina* et autres espèces, existe déjà ici dans la graine à l'état de repos. Il est facile de constater l'origine de ces racines. Pour cela, il suffit d'examiner des préparations obtenues en coupant longitudinalement les graines par un plan perpendiculaire aux faces planes des cotylédons, ou même (ce qui est cependant moins avantageux) par un plan parallèle à ces faces planes. Dans le premier cas, on obtiendra une image semblable à celle figurée planche I, figure 15; dans le second, on n'aurait que l'extrémité radiculaire, sans les rapports de celle-ci et de la région hypocotylée avec les cotylédons.

Sur de telles préparations, on voit que chaque racine latérale est formée aux dépens d'une plage rhizogène née dans le péricycle et se développe normalement, comme le fait est connu déjà.

On verra dans le cours de ce travail la différence qui existe quant au nombre des racines naissant ainsi, chez diverses espèces, et quant au niveau exact où elles naissent, dans cette région désignée sous le nom *provisoire d'axe hypocotylé*, et qui doit comprendre à la fois une portion racine et une portion tige.

Quoi qu'il en soit, il existe ici, nettement différenciées déjà dans la graine de *I. Balsamina*, quatre racines latérales très fortement développées; toutes ces racines sont

(1) Voir, entre autres, HEINRICHER, KLEBS, GOEBEL, déjà cités.

situées à la même hauteur et forment, comme le dit Heinricher, un cycle quadrangulaire (*viergliedriger Quirl*).

Les constatations faites pour *I. Balsamina* sont exactes, mais en ce qui concerne certaines autres espèces étudiées par cet auteur, il y a lieu, dès maintenant, de faire des réserves.

Heinricher a, en effet, examiné six espèces d'*Impatiens*, et il conclut que chez ces six espèces : *I. glanduligera* (Royle), *I. scabrida* (D. C.), *I. Noli-tangere* (L.), *I. parviflora* (D. C.), *I. bicornuta* (Wall), *I. Balsamina* (L.), il existe dans l'embryon de la graine à l'état de repos quatre racines latérales très fortement développées et d'origine endogène. On verra, plus loin, que parfois les racines latérales sont plus nombreuses dans les mêmes conditions chez « l'embryon de la graine à l'état de repos », et que chez quelques espèces étudiées dans ce travail, il y a, au contraire, tendance à une réduction dans ce nombre, et même parfois à une annulation complète du système radiculaire secondaire (*I. Sultani*).

Reste actuellement, pour terminer l'étude histologique de l'amande de *I. Balsamina*, à faire connaître la nature du contenu des cellules des cotylédons et la structure des parois cellulaires avant la germination.

Cette étude, déjà faite en partie, a donné lieu à bien des travaux. Dans le travail important de M. Godfrin ⁽¹⁾, cet auteur dit que les membranes cellulaires chez les cotylédons de *Balsamina hortensis* et *Tropæolum majus* sont (comme chez le *Schottia*) formées de granulose. Cependant, ajoute l'auteur, la lamelle intermédiaire, qui se continue sous forme de diaphragme à travers les ponctuations, conserve les réactions de la cellulose. Heinricher a étudié avec soin cette question du contenu et des parois cellulaires des cotylédons de *I. Balsamina*, sans doute la même que *Balsamina hortensis* que M. Godfrin a étudiée. Je ne puis, d'après

(1) GODFRIN, *Anatomie comparée des Cotylédons*, p. 127.

mes recherches personnelles, que confirmer les observations d'Heinricher.

Celui-ci, après avoir fait une étude approfondie de cette question, admet que, chez *I. Balsamina*, *I. capensis* et autres, il existe une matière de réserve dans les cotylédons de l'embryon mûri et développé ; cette matière de réserve est un hydrate de carbone déposé sous forme de parois cellulaires épaissies. Ces parois épaissies chez *I. Balsamina* ne sont pas formées de cellulose, mais bien d'une substance voisine de « l'amyloïde de Schleiden » avec laquelle elle est identique (1). Lors de la germination de la graine, lorsque cette substance de réserve disparaît, par suite d'une sorte de dissolution, de ces parois épaissies, on voit apparaître l'amidon. Ce fait a une très grande importance, surtout si on en rapproche celui-ci, que dès maintenant je peux signaler : les parois épaissies des cellules cotylédonaires se font aux dépens de la mise en réserve d'une certaine quantité de matières amylacées accumulées par l'appareil végétatif aérien, au moment où l'embryon se forme dans la graine. Heinricher fait remarquer en effet, à juste titre, cette sorte de roulement de l'amidon remplaçant la matière constituant les épaississements : alors que, dit-il en substance « pendant que l'embryon se fait dans la graine mûre, nous voyons l'amidon servant de matériel pour la construction des parois épaisses de l'embryon ; au contraire, nous voyons, au moment où les parois épaisses se dissolvent à la germination, l'amidon apparaître de nouveau ».

Sans vouloir entrer dans la discussion de la formation de l'amidon et de son rôle, il est permis cependant de déclarer dans le cas particulier qu'il n'y a aucun doute à avoir au sujet du rôle joué par ces épaississements signalés plus haut. J'ai pu toujours vérifier ce fait que pendant le développe-

(1) Les caractères de cette substance amyloïde de Schleiden, différents de ceux de la cellulose, sont les suivants, d'après Schleiden :

En partie soluble dans l'eau, solution aqueuse précipitable en gelée jaune par l'eau iodée et en gelée bleue par la teinture alcoolique d'iode.

Cette substance est très abondante, dit Schleiden dans certaines parties des cotylédons de *Tamarindus indica*, *Hymenæa courbaryl*, *Schottia latifolia*.

ment de l'embryon, quand les premiers phénomènes de la germination ont déjà eu lieu, les cellules des cotylédons ont toujours des parois minces, et il est certain que le rôle rempli par les dépôts constatés sur les parois cellulaires est bien celui des matériaux de réserve.

Dans la cavité cellulaire, on trouve des matières grasses en assez grande quantité, de l'huile et de petits corpuscules de nature protéique. Au sujet de ces épaissements de la paroi, on verra que les cotylédons se montrent constitués identiquement chez toutes les espèces d'*Impatiens*. Quelques-unes ont cependant leurs cellules cotylédonaires pendant la période de repos de l'embryon, à parois minces, mais il est permis de constater aussi qu'un rapprochement est à faire entre ces cellules épaissies de *I. Balsamina*, et celles que l'on rencontre dans la graine des diverses espèces de *Tropæolum*. Nous rencontrerons souvent d'ailleurs des rapprochements faciles à faire entre ces deux genres voisins et intéressants d'autres organes.

I. Noli-tangere. — L'amande de la graine de *I. Noli-tangere* a la forme que lui limitent les téguments : elle est allongée, comprimée et porte comme une sorte de carène de chaque côté. Cette carène correspond à la région médiane de la face dorsale de chacun des cotylédons. À l'extrémité radiculaire, une proéminence très marquée existe chez cette espèce ; elle forme comme un petit cylindre peu large, terminé par une sorte de boule très facilement visible à l'œil nu, et atteignant parfois trois quarts de millimètre de long sur un demi-millimètre de large. C'est cette courte région qui correspond à la place où doivent se trouver normalement la radicule et l'axe hypocotylé.

Les coupes longitudinales faites dans cette amande, et passant par des plans parallèles au plan dorsi-ventral des cotylédons, montrent des différenciations très nettes entre cette graine et celle décrite ci-dessus et, comme on le verra, celles qui seront décrites plus loin.

L'épiderme des cotylédons est formé ici, cependant encore, par une seule rangée de cellules, mais celles-ci sont beaucoup plus petites que chez l'espèce précédente. A la face du cotylédon qui deviendra la face supérieure de la feuille cotylédonaire (par conséquent la face plane), se trouvent trois rangées de cellules qui deviendront plus tard les cellules en palissade ; elles sont peu allongées, la lame du mésophylle lacuneux qui occupe à peu près la moitié de l'épaisseur totale du parenchyme est constituée par des cellules isodiamétriques laissant entre elles très peu de méats.

Les parois cellulaires sont, ici encore, très fortement épaissies, avant les premiers phénomènes de la germination, qui sont d'ailleurs très difficiles à étudier, comme on le verra plus loin. La région la plus intéressante à examiner dans cette amande est sans contredit celle qui commence au niveau de l'insertion des cotylédons, à partir du sommet végétatif (pl. I, fig. 9 et 10) se trouvant à l'extrémité de la région terminée en sphère de la figure 3, planche II.

Là où devrait se trouver le sommet radiculaire et où, chez les autres espèces, existe une coiffe normale, on ne rencontre rien de semblable. L'axe hypocotylé qui est cylindrique est ici entouré par des cellules parenchymateuses, il se termine par un cône excessivement court.

Ainsi que je l'ai déjà décrit dans une note⁽¹⁾ présentée à l'Académie des sciences, la graine mûre de cette espèce porte à l'une de ses extrémités un petit renflement qui correspond à la région hypocotylée et radiculaire ; mais *la racine principale n'existe pas*. A l'extrémité de l'axe hypocotylé, à l'endroit exact où devrait exister, chez *I. Noli-tangere* comme chez *I. Balsamina*, un méristème de racine, on ne trouve rien de semblable. Au sommet de cette région axile hypocotylée, là où existe chez *I. Balsamina* une région qui possède tous les caractères d'une coiffe et qui est formée par

(1) C. BRUNOTTE, *Sur l'avortement de la racine principale chez une espèce du genre Impatiens*. Comptes rendus, avril 1896.

quatre couches de cellules, on observe, à la place de la coiffe, une assise de cellules qui s'étend à la périphérie de toute cette région hypocotylée et qui reste constamment indivise. On ne trouve pas non plus ici, comme chez *I. Balsamina*, les quatre initiales d'écorce, car le méristème de ce tissu y est représenté par un assez grand nombre d'assises superposées. La coiffe ne paraît pas exister et la radicule fait défaut.

A la base de la tige développée après la germination, on remarque une sorte de disque sur lequel sont insérées de nombreuses racines filiformes, toutes de même diamètre et qui ne sont autres que les racines latérales dont les ébauches existaient déjà dans la graine. Quant à la racine principale formant pivot, on n'en voit pas trace. De nombreuses racines latérales nées plus loin du sommet, sur les flancs de la tige, constituent un système racinaire très complet.

Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 9, 10 de la planche I et la figure 3 de la planche II montrent tous ces faits.

En réalité, à l'extrémité de la région de l'amande, logée près du micropyle de la graine, on trouve un épiderme qui se continue sur toute la surface de cette amande, et tout à fait à l'extrémité racinaire, à l'endroit où devraient se trouver les cellules initiales d'une coiffe de racine et les initiales de cette racine, on ne trouve qu'une assise cellulaire non différenciée, ainsi que le montre la figure 3, planche II. Dans l'intérieur de cette masse terminale, sous l'épiderme qui fait suite à l'épiderme des cotylédons, on trouve un tissu parenchymateux formé de quelques rangées de cellules, au milieu desquelles se trouve un axe de cylindre central déjà apparemment différencié, et à la périphérie duquel naissent des racines latérales. Et dans la région extrême où devrait se trouver la coiffe, s'il y avait une racine, on ne trouve absolument aucune différenciation.

La région comprise entre la tigelle et le bourrelet qui se trouve à l'extrémité de l'axe hypocotylé, est cependant le siège de formations particulières, et ici encore, comme chez *I. Balsamina*, il se fait des racines latérales.

Alors que chez cette dernière espèce il n'y a que quatre racines latérales, disposées comme je l'ai dit précédemment, en un verticille en croix, on trouve au contraire, chez *I. Noli-tangere*, deux verticilles de quatre racines jeunes, déjà très développées dans l'embryon, disposées en croix, les unes au-dessous des autres et très rapprochées. Ces racines adventives, nées aux dépens de l'assise péricyclique du cylindre central de l'axe hypocotylé, alors qu'elles ne sont encore que faiblement visibles au microscope, montrent tous les caractères des racines latérales nées par voie endogène, et présentent tous les caractères des racines latérales de *I. Balsamina*. Dans le travail de MM. Van Tieghem et Douliot sur l'origine des radicelles des Dicotylédones⁽¹⁾, on trouvera un dessin représentant pour les racines latérales nées sur la tige, ce que je signale ici pour les radicelles, nées dans l'embryon contenu dans la graine mûre.

J'ai figuré ces racines très jeunes sur deux dessins schématiques (pl. I, fig. 9 et 10), et j'ai montré une coupe transversale obtenue au niveau du verticille inférieur de ces racines encore très jeunes (voir pl. II, fig. 4).

L'endoderme, facilement reconnaissable à cause de ses parois cellulaires, alternes avec les cellules supérieures du péricycle, fournit ici les cellules qui donneront seulement la poche digestive. Les cellules initiales de la coiffe, celles de l'écorce, celles du cylindre central de la jeune racine paraissent constituées comme celles de la racine principale de *I. Balsamina*. Ces racines forment, dans leur jeune âge, comme une sorte de bourrelet dans l'intérieur du parenchyme cortical de la région hypocotylée, et s'accroissent assez vite.

Malgré les constatations histologiques nettes ainsi faites, malgré l'absence de coiffe, l'absence du cylindre central radicaire, il eût été cependant difficile et téméraire de con-

(1) VAN TIEGHEM et DOULIOT, Origine des membres endogènes. (*Annales des Sciences naturelles*. Paris, 1888.)

clure à l'avortement complet de la racine principale (tellement ce fait paraît faire exception à toutes les règles), et il était absolument nécessaire, pour pouvoir conclure sûrement à cet avortement, de vérifier par des examens de plantes en germination les phénomènes exacts qui accompagnaient cette germination, et il était absolument nécessaire aussi, pour pouvoir conclure sûrement à cet avortement, de suivre le développement complet de la formation des racines latérales et le développement de l'embryon lui-même⁽¹⁾.

Ce développement, qui sera étudié plus tard pour les autres espèces chez lesquelles il présente une assez complète uniformité (sauf cependant en ce qui concerne la disposition des feuilles), me paraît devoir être étudié de suite pour *I. Noli-tangere*, de façon à permettre d'établir, physiologiquement, ce que l'examen histologique permettait de prévoir et faisait même concevoir.

De sérieuses difficultés pour établir cette preuve physiologique se sont rencontrées, et malgré de fort nombreux essais tentés à diverses reprises, à diverses saisons, je n'ai pu obtenir de *germination provoquée à un moment voulu*, de graines de *I. Noli-tangere*, malgré toutes les précautions prises pour en faciliter l'exécution.

Les observations faites à ce sujet méritent une attention spéciale, et je tiens à les relater complètement; elles doivent être, à mon avis, d'assez grande importance, et constituent pour l'histoire de *I. Noli-tangere* un chapitre des plus intéressants.

Germination. — Cherchant à obtenir des germinations pour vérifier, ainsi que je le disais, les faits énoncés ci-des-

(1) Un semblable avortement de racine principale a été vu déjà par M. FLAHAULT, dans une espèce du genre *Trapa*, où il est signalé en ces termes : « Je crois devoir considérer le *Trapa* comme dépourvu d'une racine bien organisée, comme ne possédant qu'une tigelle bien développée, au sommet de laquelle une première division de l'épiderme constitue en quelque sorte la première ébauche d'une racine.

« Les couches extérieures formées par le dédoublement de l'épiderme constituent tout ce qui, dans l'embryon du *Trapa*, représente la racine. »

sus, et que les caractères anatomiques démontrent, j'ai mis moi-même en germination, et j'ai fait mettre par plusieurs jardiniers et horticulteurs des graines bien mûres, récoltées dans les Vosges et dans les Alpes⁽¹⁾. Placées dans les conditions les plus semblables aux conditions climatériques habituelles où se trouvent ces plantes, qui exigent une grande humidité, un sol plutôt siliceux, et une température relativement basse (type, somme toute, des plantes dites rustiques), les graines de cette espèce n'ont jamais donné de plantules. Il m'a toujours été impossible d'obtenir des germinations, et alors que les graines des autres espèces de Balsamines germaient dans les mêmes conditions, assez rapidement même, jamais les graines de *I. Noli-tangere* n'ont montré de phénomènes germinatifs. Cependant dans les stations communes de ces plantes, les germinations se font très bien, la plante se propage abondamment, quand elle se sème naturellement.

Devant cette difficulté matérielle d'obtenir des germinations, j'ai dû chercher à trouver en place de jeunes embryons en voie de développement, et j'ai constaté que, alors que les cotylédons apparaissent hors de terre, l'embryon, déjà très développé, est trop avancé pour les observations nécessaires à son développement.

Ainsi que je l'ai décrit dans une note présentée à l'Académie des sciences (avril 1896), les premiers phénomènes de la germination que j'ai pu suivre sur place dans une station abondante de *I. Noli-tangere* se font vers la fin du mois de mars ou le commencement d'avril généralement (pour la région des Vosges) et à cette époque-là seulement. La graine se trouve alors à 10 ou 15 centimètres au-dessous

(1) Les graines dont je me suis servi venaient presque toutes des environs de Gérardmer, du Hohneck, de la cascade Charlemagne, de Boremont près de Bruyères, des gorges de l'Aar à Meirygen (Suisse), et de la vallée du Rhône. Les essais de germination ont été faits en différents endroits et, entre autres, spécialement chez MM. Lemoine et fils, horticulteurs à Nancy, à qui j'adresse mes plus sincères remerciements; au Jardin botanique à Nancy; chez moi, et dans le jardin de l'École supérieure de pharmacie de l'Université.

du sol. A ce moment, la graine fend ses téguments à son extrémité pour laisser sortir les quatre racines latérales primitives, par conséquent celles qui sont placées le plus près de l'extrémité du cylindre-axe central de l'embryon. Dès que ces racines latérales sont sorties des téguments, et *seulement à cette période*, l'axe hypocotylé s'accroît, supportant à son sommet les cotylédons recouverts encore par les téguments qui, fendus eux-mêmes, restent attachés sur les cotylédons.

Plus tard, les racines latérales formées sur les flancs de l'axe hypocotylé accru apparaissent au dehors de cet axe et, au moment où les cotylédons sortent de terre, ils ont à peu près une longueur moyenne de 5 millimètres et une largeur de 2 millimètres.

Il n'est pas rare de trouver, déjà formé, un système radiculaire développé, et constitué par huit ou douze racines latérales assez longues, atteignant parfois 5 centimètres de long, quelquefois même 10 centimètres.

La racine principale fait toujours défaut. Les phénomènes de germination suivis ainsi de près confirment exactement les données de l'histologie; l'absence de la coiffe et surtout l'absence des cellules initiales de cette coiffe, montrent que (et cette observation est nettement confirmée par les faits cités ci-dessus relatifs aux premiers phénomènes de la germination) chez *I. Noli-tangere* la racine principale est avortée.

La région où devrait se trouver cette racine est occupée, comme je l'ai déjà dit précédemment, par un parenchyme à cellules isodiamétriques, formé par quelques rangées de cellules recouvertes extérieurement par une assise faisant suite au tissu épidermique. Si l'on examine sur des préparations rendues transparentes par les procédés techniques décrits, ou si, mieux encore, on fait des coupes longitudinales dans l'axe hypocotylé, déjà accru, on constate que cet axe se termine par une sorte de disque aplati, des bords duquel sortent les racines latérales, placées très près de son extré-

mité, ainsi que les figures 4 et 5, planche I, et figure 6 de la planche II le démontrent nettement.

Mais on constate également que la région cellulaire externe a subi une série de transformations, et on voit que toutes ou presque toutes ses cellules externes ont donné naissance à de longs poils unicellulaires, en doigts de gants, renflés à leur extrémité. Ces poils, très riches en protoplasma, sont très allongés, ont des parois minces; ils sont en tout semblables aux poils absorbants des racines jeunes d'autres plantes, et semblables aussi à ceux qui recouvrent les parois de la région terminale des racines latérales quand celles-ci sont développées. Cette région terminale a été figurée planche II, figure 6; l'assise de poils externes qui existe ici paraît seule représenter ce qui reste de la racine principale, ou, du moins, ce qui en joue le rôle physiologiquement; ces poils étant, sans aucun doute, des poils absorbants.

Sous cette première assise, et entre la région terminale du cylindre central, on retrouve les cinq ou six rangées de cellules qui existaient dans l'embryon de la graine mûre. Elles se sont distendues considérablement en s'accroissant, mais leur nombre n'est pas sensiblement augmenté, elles forment au sommet du disque aplati comme un petit bourlet peu apparent.

Si on examine ce sommet, plus tard, quand la plante a pris son complet développement, on retrouve toujours très visible cette région en forme de disque, et sur des échantillons de *I. Noli-tangere* devenus très volumineux, on peut toujours trouver ce sommet aplati de l'axe principal où la racine primaire a fait défaut, et qui garde sa forme, même lorsqu'il est vieux (Voir. pl. I, fig. 4).

Voulant, en ce qui concerne les phénomènes de germination de cette espèce, chercher quelles pouvaient être les conditions dans lesquelles la germination se faisait et n'obtenant, dans aucun cas, de plants par semis, j'ai rapporté moi-même et placé en expérience des plantes jeunes avec

leur motte de terre, et les ai surveillées attentivement. Ces plantes se sont très bien développées au Jardin botanique et dans différents jardins particuliers. Elles ont donné des fleurs et des fruits, contenant de nombreuses graines. Les premières fleurs, comme on sait, sont presque toujours cleïstogames. Les graines récoltées en septembre, gardées en paquets pendant l'hiver, ressemées au printemps *dans les mêmes terrains* n'ont donné aucun résultat. Toutes les graines qui, tombées directement sur le sol, ont été, dès leur sortie du fruit au moment de sa déhiscence, immédiatement enfouies sous terre, qui y ont passé l'hiver entier, ont donné des embryons qui se sont comportés exactement comme ceux que j'avais pu étudier en place, à la fois dans les Vosges et dans les Alpes.

Il est donc permis de conclure, d'après les observations et les constatations relatées précédemment, que la graine de *I. Noli-tangere*, contrairement aux graines des autres espèces du même genre, qui lui ressemblent beaucoup, doit, pour garder ses propriétés germinatives, être immédiatement enterrée et rester dans un sol humide pendant au moins cinq ou six mois. Cette graine contient un embryon, chez lequel, contrairement encore à ce qui se passe chez les espèces voisines, il n'y a pas de racine principale.

On peut émettre, pour donner l'explication de cet avortement, l'hypothèse suivante : puisque de nombreuses racines latérales se forment de très bonne heure, prématurément pour ainsi dire, dans l'embryon de la jeune plante, la racine principale n'ayant plus autant d'importance au point de vue physiologique (puisque le rôle d'absorption est rempli par les poils absorbants de l'assise périphérique et par les nombreuses racines latérales nées très près du sommet), cette racine, devenue inutile, disparaît. Mais cette hypothèse ne peut être que conditionnellement admise car, s'il en était toujours ainsi, on serait en droit de poser la question suivante : pourquoi la racine principale de *I. Balsamina* existe-t-elle, puisque aussi il y a chez cette espèce toujours,

quatre racines latérales nées très près du sommet radiculaire de l'embryon?

Il est vrai que ces racines latérales paraissent moins avancées dans leur développement et que, pendant la germination, c'est la racine principale qui, de beaucoup plus avancée que les autres, se développe la première; elle a atteint toujours une assez grande largeur et une assez grande longueur, au moment où apparaissent au dehors les bourrelets formés par les racines latérales. A l'appui de l'hypothèse précédente, on pourrait cependant citer le fait observé chez une autre espèce, *I. glanduligera*, dont l'embryon sera décrit plus loin, et chez laquelle il existe aussi, outre la racine principale, quatre racines latérales très développées.

A la germination, ces cinq racines constituant le système radiculaire embryonnaire apparaissent en dehors de la graine, presque en même temps. Or, il n'est pas rare de rencontrer des jeunes plantules de cette espèce, chez lesquelles la racine principale se développe relativement peu; quand elle a atteint un ou deux centimètres, elle s'arrête dans sa croissance en longueur, alors que les autres racines latérales se développent beaucoup.

Heinricher avait entrevu déjà cette réduction possible de la racine, car il ajoute dans une note de son travail, que dans quelques cas « la racine principale reste en arrière dans son développement » ou même dépérit entièrement.

Mes observations sont concluantes à ce sujet, et très nombreuses.

A défaut d'explications à donner, la constatation de cet avortement de la racine principale dans un cas, sa réduction possible quelquefois dans un autre cas, son développement normal dans un troisième cas, montrent que chez un même genre, dans des espèces très voisines, *des caractères primordiaux, tirés de l'embryogénie même, sont variables.*

Ce fait est des plus intéressants à signaler, car la racine principale est un des organes les plus importants chez un embryon végétal. Quant à la présence de huit racines laté-

rales au moins dans l'embryon contenu dans la graine mûre de *I. Noli-tangere*, elle ne fait aucun doute, et si je le rappelle ici, c'est à seule fin de relever l'erreur de la conclusion donnée par Heinricher⁽¹⁾ qui dit que « l'embryon de toutes les espèces d'*Impatiens* ont dans la semence quatre racines établies qui se développent vite et assurent la fixation de la jeune plante dans le sol⁽²⁾ ».

On voit, par ce qui précède, que le nombre des racines latérales dans l'embryon est également variable. Il est parfois de quatre, d'autres fois de huit, quelquefois même douze et plus.

M. Flahault avait déjà entrevu tout l'intérêt que cette étude du développement de la radicule devait présenter, puisqu'il dit dans son travail (page 161): « Le développement de la radicule, lors de la maturité de la graine, est encore plus variable que le développement des racines adultes qui sont diversement développées. Il faudrait, dit-il, rechercher pour beaucoup de plantes des états réellement comparables, *ce qui est très difficile*. Cette étude seule pourra révéler, s'il y a, au début du développement, des différences notables entre des plantes voisines. »

On voit, dès maintenant, que ces différences existent chez des plantes de même genre et d'espèces voisines.

I. parviflora. — Chez *Impatiens parviflora*, la graine a, à peu près, la même forme que chez *I. Balsamina*, et est cependant plus aplatie, mais la structure de l'amande est la même, les cotylédons plans-convexes sont également serrés l'un contre l'autre. Sous l'épiderme de la face qui deviendra la face supérieure du cotylédon étalé, on trouve deux, parfois trois rangs de cellules en palissade. Les cellules isodiamétriques qui constituent la lame parenchymateuse inférieure ont des parois épaissies, et les mêmes réserves que celles qui ont été signalées. L'extrémité radiculaire est, ici encore,

(1) HEINRICHER, *Zur Biologie der Gattung Impatiens*, déjà cité, p. 18.

(2) *Loc. cit.*, traduction.

excessivement courte. On y distingue fort nettement les cellules de la coiffe formée par l'épiderme différencié en quatre assises cellulaires au sommet.

Les cellules initiales de l'écorce sont volumineuses ainsi que celles du cylindre central. Un verticille de quatre racines latérales existe aussi. Ces racines sont formées aux dépens, chacune, d'une plage péricyclique ; elles sont déjà très développées et forment, comme d'habitude, des saillies coniques dans le parenchyme de l'axe hypocotylé, et souvent même, à la maturité de la graine, le sommet de ces racines n'a plus, pour se frayer passage à l'extérieur, qu'à détruire deux ou trois rangs de cellules parenchymateuses et l'épiderme. Reinke⁽¹⁾, qui a spécialement étudié cette espèce au point de vue de la formation des racines latérales, admet que ces racines, trouvées sur la tige à la partie inférieure de celle-ci, ont leur origine entre les faisceaux de cette tige. Dans l'embryon jeune de *I. parviflora*, il est impossible de faire cette constatation puisque le système conducteur n'est pas encore nettement établi, mais chez les tiges âgées, ces observations sont faciles à vérifier, ainsi que sur la jeune plantule qui, au moment de la germination, émet d'abord sa racine principale, puis ses quatre racines latérales, un peu plus tard.

I. Royli. — Chez *I. Royli* les observations faites montrent une structure à peu près identique à celle de *I. Balsamina*.

Heinricher⁽²⁾ qui l'avait reconnue, a étudié plus spécialement, dans son travail, la graine de l'espèce qu'il désigne sous le nom d'*I. glanduligera* (Royle), et figure dans son mémoire une coupe longitudinale médiane au travers de l'embryon jeune. On y distingue un sommet de tige, une région centrale qu'il désigne sous le nom de plérome de la racine principale, duquel se détachent deux cordons vascu-

(1) REINKE, *Die Phanerogamenwurzel* (déjà cité).

(2) HEINRICHER, voir *Index bibliographique* plus haut (p. 18).

lares qui vont aux cotylédons. Sur ce plérôme sont figurées deux éminences, représentant ce qu'il appelle les *Nebenwurzel*. Ces observations sont exactes, mais manquent de précision.

La coiffe de l'extrémité radiculaire est formée par quatre ou cinq rangées de cellules cloisonnées tangentiellement. L'écorce a ses initiales placées comme celles de *I. Balsamina*. Il en est de même pour le cylindre central. Les racines latérales sont très développées, et ici encore, au nombre de quatre, disposées en croix. De sept à huit rangées de cellules parenchymateuses séparent le sommet de ces formations radiculaires de l'épiderme externe.

Les cotylédons, très développés, ont un épiderme interne (qui deviendra celui de la face supérieure de la feuille cotylédonaire), formé de cellules beaucoup plus volumineuses que celles qui constituent l'épiderme inférieur.

Quatre rangées de cellules prismatiques forment le tissu palissadique ; à la face inférieure le tissu du mésophylle est très serré. A la maturité de la graine, on voit très nettement les rudiments des faisceaux qui constituent les nervures, et qui sont déjà très développés. Les cellules des cotylédons sont remplies d'huile, d'aleurone sous forme de grains arrondis, et les parois sont recouvertes pendant la période de repos de la graine par la substance réfringente hydrocarbonée que j'ai signalée, et qui est identique partout.

Lors de la germination, les racines latérales se développent chez cette espèce en même temps que la racine principale, et il arrive assez fréquemment que celle-ci s'arrête dans son développement lorsqu'elle a atteint cinq ou six centimètres de long. Son sommet se flétrit, et alors que les racines latérales se développent beaucoup et donnent naissance chacune à de nombreuses formations qui constituent un épaississement radiculaire compliqué, la racine formant pivot au milieu reste courte. C'est là comme une sorte de terme de passage entre l'avortement complet de la racine

principale et celui de son développement normal. Mais, je le répète ici, cette atrophie de la racine principale n'existe pas toujours; loin de là, c'est plutôt une exception, qui, cependant, mérite d'être signalée. Sur les vieilles racines de *I. Royli*, on pourra d'ailleurs constater que le système racinaire de second ordre est de beaucoup le plus développé; la racine principale, lorsqu'elle ne s'atrophie pas de bonne heure, reste toujours courte et porte de nombreuses racines latérales.

I. scabrida, I. longicornu. — Chez *I. scabrida*, de même que chez *I. longicornu*, qui sont, comme on sait, les mêmes espèces que celles qui ont été étudiées, la première sous les noms de *I. tricornis*, *I. cristata*, *I. Hamiltoniana*; la seconde sous les noms de *I. bicornuta* et *I. leptoceras*, les graines présentent à peu près les mêmes caractères. Elles ressemblent, d'ailleurs, beaucoup extérieurement aux graines de *I. parviflora*, avec lesquelles elles ont été très souvent confondues. Les cotylédons présentent la même structure que ceux de *I. parviflora*, la radicule a également les mêmes caractères, et dans la graine mûre, au voisinage de l'extrémité radiculaire, se trouve encore un verticille de quatre racines latérales déjà très développées. A la germination, la racine principale apparaît la première, et ce n'est que lorsqu'elle a atteint déjà un assez grand développement, que les racines latérales se développent à leur tour.

Les graines de ces espèces gardent longtemps leurs propriétés germinatives, et germent facilement en tout temps. Le contenu de leurs cellules cotylédonaires est formé de matières grasses sous forme de gouttelettes huileuses, d'aleurone, et les parois parfois très épaisses de certaines cellules sont constituées par le même hydrate de carbone signalé par Heinricher chez les autres espèces, mais peut-être ici paraît-il déposé en moins grande quantité.

I. Sultani. — Reste enfin à décrire les deux graines de

I. Sultani et de *I. auricoma*. La première de ces graines a été étudiée par Hermann, mais très superficiellement d'ailleurs. Quant à la seconde, elle n'a été jusqu'alors l'objet d'aucune recherche histologique.

La graine de *I. Sultani* est excessivement petite, légèrement comprimée, elle est aplatie et porte aux extrémités voisines du hile un très petit bec courbé. L'ensemble de la graine mûre mesure à peine un millimètre de long, et dans la plus grande largeur atteint à peine un demi-millimètre. L'étude en a été par cela même fort difficile, et il a été absolument nécessaire, pour la mener à bien, de faire des coupes en séries à la paraffine ou au savon⁽¹⁾. Ces coupes montrent que la structure générale de l'amande est à peu près la même que celle des autres espèces. Entre les deux cotylédons plans-convexes qui sont formés par un tissu de cellules allongées disposées en files radiales, se termine l'axe de l'embryon, déjà très développé à son sommet, ou cône végétatif. Le contenu des cellules cotylédonaire est, ici encore, très riche en matières grasses et en aleurone. Les parois y sont également souvent épaissies.

Le reste de l'albumen non digéré forme une assise protéique remarquablement épaissie, qui a cependant complètement échappé aux recherches d'Hermann, et qui pourtant est très visible.

Les parois des cellules qui constituent cette assise sont fortement réfringentes; elles sont en tout comparables aux cellules épaissies par les dépôts de matières de réserve connues ailleurs chez les autres espèces d'*Impatiens*.

Le sommet de la radicule, qui chez les autres Balsamines est toujours, sauf une exception, très nettement développé, paraît avoir subi, chez l'*I. Sultani*, une sorte de retard dans son développement.

La radicule y est cependant visible, elle est normalement constituée et porte à son extrémité une coiffe assez déve-

(1) Procédé GODFRIN.

loppée ; la différenciation des méristèmes de l'écorce et du cylindre central est nette.

Dans le cas particulier, pour l'étude de l'embryon d'*I. Sultani*, on rencontre de très grandes difficultés pour obtenir des préparations concluantes, car la radicule n'occupe qu'un très petit espace à l'extrémité de la graine, dans la région du bec courbe signalé plus haut. Hermann a montré que chez cette espèce il n'existait pas de racines latérales dans l'embryon de la graine mûre. Ce fait, qui paraît anormal, étant donné que toutes les autres espèces du même genre présentent ce caractère, méritait confirmation.

« Malgré des recherches minutieuses, dit Hermann, même
« sur des graines qui devaient avoir un commencement de
« développement embryonnaire, après le séjour pendant
« plusieurs journées dans l'eau, je n'ai pu voir aucune
« ébauche de racines latérales, et cependant de nombreuses
« coupes longitudinales et transversales ont été exami-
« nées ⁽¹⁾. »

L'examen attentif, par la méthode des coupes, de plus de deux cents graines de *I. Sultani*, me permet de confirmer pleinement les observations faites à ce sujet.

La racine principale elle-même est presque rudimentaire ; dans tous les cas, elle est très petite et peu apparente. Quant aux racines latérales, je n'ai jamais pu constater leur existence dans la graine. A ce point de vue, *I. Sultani* paraît être un cas intéressant. Cette espèce présente, somme toute, un embryon qui peut être considéré comme un type moins développé, à la maturité de la graine, que l'embryon des espèces voisines.

Celui de *I. Noli-tangere*, avec sa racine avortée, et les huit racines adventives qu'on lui connaît, étant un autre type d'embryon montrant un avortement congénital, rare partout ailleurs, ou du moins peu connu jusqu'alors dans le règne végétal.

(1) *Loc. cit.* Traduction.

Cependant, lors de la germination de la graine de l'*I. Sultani*, germination toujours facile à obtenir en serre chaude, et aux diverses époques de l'année, on constate que lorsque les téguments se sont déchirés et que lorsque la radicule est accrue et a atteint déjà une certaine longueur, celle-ci est déviée légèrement et n'est pas dans la continuation directe de l'axe de la tige; et, alors que chez d'autres espèces de Balsamines on voit presque toujours les quatre premières racines latérales apparaître en même temps, on voit ici deux racines seulement qui se développent complètement et persistent. Ces racines se développent, d'ailleurs, assez tard comparativement aux autres, et il n'est pas rare, en effet, de trouver dans les germinations d'*I. Sultani*, des embryons déjà bien développés, dans lesquels l'axe hypocotylé a un centimètre de hauteur et où les cotylédons, presque circulaires, ont trois millimètres de diamètre, et chez lesquels une seule racine, *la racine principale*, s'est nettement accrue.

Elle peut atteindre un centimètre et plus (elle est presque toujours rejetée sur côté) alors qu'il n'existe encore aucune trace de formation de racines latérales. Un embryon entier monté en préparation, après décoloration par le procédé indiqué à la technique, prouve évidemment que la racine principale est déviée légèrement, et que deux racines latérales seulement se développent dans le voisinage du sommet radiculaire.

Plus tard, des racines adventives naîtront sur l'axe hypocotylé et fixeront la plante. Elles sont en nombre variable, car les racines adventives chez cette espèce se forment avec une grande facilité. Elle est une de celles pour lesquelles le bouturage se fait très commodément chez la plante adulte.

I. auricoma. — L'amande de la graine de *I. auricoma*, espèce non étudiée à ma connaissance, présente dans l'ensemble de son organisation générale les caractères de

l'amande de *I. Sultani*. Sous des téguments résistants, quoique peu épais, on trouve une assise protéique très développée, surtout dans la région de l'extrémité radiculaire. Les cotylédons plans-convexes sont semblables, comme structure d'ensemble, à ceux de *I. Balsamina*, leur contenu cellulaire est également le même, et les parois épaissies des cellules sont particulièrement riches en matières mises en réserve. La plus sérieuse réserve est évidemment celle de l'assise protéique, dont les parois sont très fortement épaissies; elle s'étend sur toute la surface des cotylédons, mais paraît plus épaisse dans la région radiculaire.

Aux deux faces interne et externe des feuilles cotylédonaire jeunes, existe un tissu palissadique très développé. A la face interne du cotylédon, qui deviendra la face supérieure de la feuille épanouie, on constate facilement sur les coupes la présence de deux séries de cellules en palissade, alors qu'à la face inférieure il existe seulement une seule assise. Entre ces deux lames se trouve un mésophylle formé de cellules irrégulièrement prismatiques serrées très fortement les unes contre les autres et contenant, outre les réserves disposées sur leurs parois, épaissies, de grandes quantités de gouttelettes de matières grasses et de l'aleurone. Les faisceaux dans le parenchyme cotylédonaire sont déjà différenciés, et on voit assez nettement dans les cotylédons, trois cordons vasculaires déjà formés, marquant la place des nervures, l'une centrale, les deux autres placées dans le voisinage de la marge des cotylédons. La région radiculaire est peu développée, le sommet de la racine principale est peu visible. L'extrémité radiculaire est située dans la région de la graine qui forme le bec de celle-ci, et qui est facilement visible à l'œil nu. La racine, chez *I. auricomma*, au lieu de paraître complètement terminale, paraît, au contraire, légèrement déviée.

Il est nécessaire, pour bien voir la disposition de cette radicule, de faire passer les coupes très exactement par le milieu de cette portion de la graine légèrement courbée,

et alors on voit le sommet de la radicule, très petite, recouvert par sa coiffe. Les méristèmes du cylindre central, de l'écorce, de la coiffe, sont peu développés; les racines latérales, sur de telles préparations, ne sont que très rarement visibles. Sur les coupes transversales de la graine mûre, coupes passant par le sommet de la région radiculaire, on peut cependant constater la présence des bourrelets qui constitueront plus tard les quatre racines latérales; mais, je le répète, dans cette espèce, les racines sont excessivement petites et très réduites; c'est à peine si on peut y distinguer les jeunes méristèmes. Ces racines naissent dans le péricycle comme chez *I. Noli-tangere*, et elles ont à leur sommet une poche ou calotte externe formée par l'endoderme.

La figure 5 de la planche II représentant les racines latérales de *I. scabrida*, est applicable à *I. auricoma*.

Ce qu'il y a lieu toutefois de remarquer ici, c'est que ces racines latérales sont placées très près du sommet, et sont bien moins développées que chez les autres espèces dans la graine mûre. A la germination, d'ailleurs, *I. auricoma* présente aussi des caractères particuliers, la racine principale se développe d'abord, mais reste assez courte pendant que les racines latérales s'accroissent et prennent une grande extension. Ce n'est que lorsque ces racines, au nombre de quatre, ont atteint deux centimètres au moins, que l'ensemble du système radiculaire s'accroît complètement et forme de nouvelles racines secondaires nombreuses. On peut d'ailleurs toujours retrouver, même sur les plants âgés, la première racine principale légèrement déviée sur le côté; elle reste relativement courte par rapport aux autres racines, mais elle est plus épaisse, par suite de son accroissement plus grand en diamètre.

Comme on le voit, avec sa déviation sur le côté, sa très petite taille, la radicule de *I. auricoma* présente encore une sorte de type intermédiaire entre les diverses radicules signalées chez les autres espèces. Cette même déviation existait déjà, mais moins accentuée chez *I. Sultani*.

En résumé, en ce qui concerne l'embryon seul proprement dit, constituant la presque totalité de l'amande de la graine des *Impatiens* étudiées, on peut faire les remarques suivantes :

Si, dans ses caractères principaux, cet embryon présente des caractères normaux chez quelques espèces ayant deux cotylédons, une jeune tigelle peu développée et une radicule, cette dernière subit parfois des modifications profondes.

L'embryon existe normalement, sans formation de racines adventives, au moment de la maturité de la graine chez *I. Sultani* ; mais chez cette espèce, la racine primaire, au lieu d'être en continuation en ligne droite avec l'axe hypocotylé, est légèrement déviée. Ce même caractère se retrouve aussi dans l'embryon de *I. auricoma*, où existent cependant déjà des ébauches, très peu développées, il est vrai, de quatre racines latérales.

Chez *I. scabrida*, chez *I. longicornu*, de même que chez *I. Royli* et *I. parviflora*, la racine principale est nettement visible, mais présente des degrés divers de développement, et sa taille est variable. De plus, au moment de la germination, elle a parfois tendance à s'atrophier après s'être développée pendant un certain temps. Dans ce cas, l'embryon dans la graine a toujours un verticille de quatre racines latérales qui se développent, ou bien en même temps que la racine principale, ou bien peu de temps après, jamais avant, dans tous les cas. C'est chez *I. Balsamina* que la radicule est la plus perfectionnée et la plus normalement construite. Elle occupe l'axe médian de l'embryon, et elle a sa coiffe normale développée, et ses quatre racines latérales sont déjà nettement visibles. A la germination cependant, il est à remarquer que dès que la pointe de la jeune racine primaire est sortie par suite de la rupture des téguments, la radicule dévie de suite, et a tendance à se recourber, ainsi que les radicules de *I. Sultani*, de *I. auricoma* le sont déjà dans l'embryon avant la germination.

Enfin, chez *I. Noli-tangere*, on constate que, contraire-

ment à ce qui se passe chez les autres espèces, il n'existe pas de racine principale : l'histologie et les observations faites au moment de la germination le prouvent d'une façon certaine. En revanche, le système racinaire latéral est très compliqué, et alors que partout ailleurs on ne trouve que quatre ébauches de racines latérales, ici on en trouve toujours au moins un nombre double, quelquefois plus dans l'embryon à la maturité de la graine. Ces huit racines latérales sont très développées, et la racine principale est réduite, comme chez le *Trapa*, ainsi que l'a montré M. Flahault, à une rangée de cellules qui se développent en poils absorbants à un moment donné⁽¹⁾.

Ainsi qu'on le voit, les caractères de premier ordre, tirés d'un organe aussi important que l'est la racine primaire, chez des embryons contenus dans des graines à maturité, de diverses espèces voisines, appartenant à un même genre, sont très variables.

Téguments séminaux et albumen.

De même que l'embryon montre des différences assez grandes chez les diverses espèces de Balsamines étudiées, de même aussi les téguments sont susceptibles d'une variabilité assez curieuse.

Avant d'en aborder l'étude, il est bon de faire un court historique de la question. L'étude des téguments des graines a été faite déjà depuis longtemps, et de nombreuses observations relatives à leur structure et même à leur développement ont été publiées, et permettent de dire que les connaissances acquises à ce sujet sont déjà très complètes.

Avant 1880, un grand nombre de graines avaient été étudiées à ce point de vue spécial, et M. Godfrin compléta à cette époque les connaissances à ce sujet⁽²⁾. Ses observa-

(1) FLAHAULT (Ouvrage déjà cité, p. 20 et 33).

(2) GODFRIN, *Étude sur les téguments séminaux des Angiospermes*. Nancy, 1880.

tions, reprises par Brandza⁽¹⁾, furent enfin magistralement remises au point par M. Guignard⁽²⁾. Cette étude des téguments présente à l'heure actuelle d'autant plus d'intérêt, que l'on connaît l'importance que M. Van Tieghem a récemment attachée à la structure des téguments de la graine, puisqu'il admet le groupement possible des végétaux Phanérogames Dicotylédones Séminées, en Unitegminées et Biteminées.

La plupart des auteurs qui ont étudié les téguments des graines se sont presque toujours contentés d'étudier une seule espèce du même genre, paraissant admettre en principe que ce qui existe chez une doit exister chez toutes les espèces du même genre.

En ce qui concerne le groupe des Balsaminées, actuellement désignées dans la classification proposée par M. Van Tieghem sous le nom d'*Impatientacées*, on avait cru pendant longtemps qu'il n'existait au spermodermis de la graine qu'un seul tégument; et avant les travaux de M. Guignard à ce sujet, on admettait que cette famille faisait partie des plantes exalbuminées à un seul tégument. Dans le travail de Brandza sur le développement des téguments de la graine, publié en 1891, on trouve une description de l'unique tégument vu par cet auteur chez *I. Balsamina*, et suivie d'une courte note constatant l'analogie de structure des téguments des trois autres espèces, rapidement examinées d'ailleurs : *I. cristata*, *I. parviflora*, *I. Royleana*, et une comparaison avec les téguments de la graine du *Limnanthes Douglassi* et du *Coriaria myrtifolia*. Cette analogie n'existe pas toujours, ainsi qu'on le verra plus loin.

Brandza, toutefois, quoique ne donnant aucune description de ces téguments, reconnaît que chez les Balsaminées il y a une différence dans l'épiderme externe des diverses espèces, celui-ci se modifiant d'une manière différente d'une espèce à l'autre.

(1) BRANDZA, Le tégument des graines. *Revue générale de Botanique*. Paris. 1891.

(2) GUIGNARD, Téguments des graines. *Journal de Botanique*. Paris. 1893

C'est aux remarquables recherches de M. Guignard qu'on doit de connaître la présence chez *I. parviflora* en particulier, d'un albumen persistant dans la graine, et aussi l'existence de deux téguments formant le spermodermes.

Dans ce travail M. Guignard, en suivant le développement de la graine de *I. parviflora*, démontre que chez cette espèce, dans l'ovule adulte, il y a une dizaine d'assises cellulaires peu régulières, constituant le tégument externe, alors que le tégument interne en offre quatre ou cinq, vers le milieu de sa longueur, et trois ou quatre vers le haut ou vers le bas. Alors que la dernière assise de ce tégument interne se cloisonne, et que dans les cellules ainsi formées s'accumulent des substances azotées, les autres assises de ce même tégument s'aplatissent vite après la fécondation.

Quant à l'albumen qui entoure le jeune embryon, il se détruit progressivement, en donnant à la surface du tégument interne une couche semi-fluide de débris cellulaires renfermant de nombreux grains d'amidon. A la maturité, il ne reste donc plus, d'après ce même auteur, chez *I. parviflora*, en dehors du tégument interne totalement écrasé, que trois ou quatre assises cellulaires brunâtres. Contre la partie persistante du tégument se trouve l'assise protéique, formée de cellules tabulaires, allongées et minces, chez toutes les Balsaminées.

A l'aide de l'iode, on retrouve une faible couche de petits grains amylacés à la surface de l'embryon.

Cette assise protéique, déjà signalée par Brandza dans la graine mûre, avait été considérée par ce dernier comme étant la couche du tégument formant un épiderme composé de très petites cellules tabulaires remplies d'aleurone⁽¹⁾.

Le développement de la graine, suivant M. Guignard, ne laisse aucun doute au sujet de l'interprétation des faits observés.

Dans son travail sur *I. Sultani* que j'ai déjà cité précé-

(1) *Loc. cit.*

demment⁽¹⁾, W. Hermann faisant la description de la graine, signale chez cette espèce, à la surface du spermodermes, l'existence de produits pileux, qui, d'après cet auteur, seraient particuliers à cette espèce. Les graines de *I. Sultani*, dit-il en substance, se distinguent très visiblement des autres espèces mentionnées, par l'existence d'une assise de poils qui recouvrent l'enveloppe de la graine, qui sont allongés et entourés par cinq papilles. Une semblable présence de poils, dit-il même, textuellement, ne se rencontre nulle part ailleurs chez les autres espèces d'*Impatiens*.

On verra par la suite de ces descriptions que Hermann a considérablement exagéré : s'il est vrai que c'est chez *I. Sultani* que l'on trouve les poils, peut-être les plus volumineux et les plus développés, il est vrai aussi que des poils très grands et très visibles existent chez d'autres espèces, et que la structure des téguments des graines des Balsaminées présente à la maturité de celles-ci des modifications aussi importantes, et qu'il y a lieu de constater sous ce rapport encore une assez grande variabilité dans les caractères tirés de cette partie de l'organe.

Les téguments de *I. Balsamina*, d'après Brandza, seraient formés par quatre couches de cellules : 1° l'épiderme externe, contenant des corpuscules spéciaux, caractérisant l'espèce ; 2° un parenchyme à raphides ; 3° une série d'assises complètement écrasées ; 4° un épiderme interne à cellules tabulaires, entourant étroitement l'embryon.

Sur l'épiderme externe se trouvent des formations épidermiques nettement différenciées et désignées sous le nom de poils globuleux cellulaires ou aussi corpuscules. La description de ces poils donnée par Brandza est assez exacte, mais la figure qui accompagne ses descriptions n'en donne pas une idée nette. Vus de face sur un lambeau d'épiderme détaché, convenablement décoloré, puis traités par la fuchsine ammoniacale, ces poils apparaissent au milieu des cel-

(1) HERMANN, *Untersuchung einiger Arten der Gattung Impatiens*, 1886.

lules sinueuses de l'épiderme comme une sorte de plaque polygonale à quatre, cinq ou six côtés (voir pl. III, fig. 3, 4, 5 et 6). Dans les figures 3 et 6, planche III, j'ai représenté la projection sur le plan horizontal du poil qui a extérieurement la forme indiquée. Au centre, on remarque la projection, sous forme d'un cercle plus ou moins petit, de la région inférieure de la base du poil; et, partant de ce premier cercle central, pour aboutir aux côtés externes de la plaque polygonale, on voit autant de bandes, assez larges, lignifiées, aboutissant elles-mêmes chacune aux angles du polygone externe.

Sur une section transversale, passant exactement par le milieu d'un de ces corps épidermiques, on constate que celui-ci est porté par une petite proéminence (pl. III, fig. 5) formée par quelques cellules un peu plus grandes que les cellules voisines. Au milieu de ces cellules et entouré par elles, se trouve un petit pédicelle court, surmonté de la portion globuleuse ou polyédrique du corps épidermique, qui porte sur ses côtés les bandes épaissies nettement visibles. Dans l'intérieur de ce corps se trouvent des cloisons de nature cellulosique qui le divisent en plusieurs cellules. Ainsi que Brandza l'admettait déjà, on doit considérer ces formations comme des poils globuleux pluricellulaires, dans lesquels les parois portent un certain nombre de bandes d'épaississement lignifiées, régulièrement disposées et situées surtout à la périphérie de l'organe.

Le parenchyme à raphides qui se trouve sous cet épiderme est constitué par de nombreuses rangées de cellules allongées dans le sens radial. L'assise de cellules écrasées correspond au tégument interne que nous retrouvons d'ailleurs dans d'autres espèces; quant à l'assise désignée par Brandza sous le nom d'épiderme interne, elle correspond à l'assise protéique riche en substances de réserve, et dérivées de l'albumen, comme l'a montré M. Guignard.

Les téguments de la graine de *I. Noli-tangere* sont peu épais, assez fortement colorés en gris noirâtre; ils présen-

tent parfois des stries peu apparentes. L'épiderme externe est très résistant par places : cette assise cellulaire est en effet formée par des cellules à parois épaisses (voir pl. III) et quelques-uns de ses éléments sont transformés en papilles un peu plus élevées que les autres cellules épidermiques et au milieu desquelles elles se trouvent. Ces papilles ont la forme de prismes à base polygonale (pl. III, fig. 7 et 8). Leurs parois épaissies sont creusées par des ponctuations assez larges. Vues de face, sur un lambeau d'épiderme détaché, elles se présentent, ainsi que cela est figuré planche III, figure 8. Vues sur des coupes transversales, elles paraissent rectangulaires ou ovales. Quelquefois deux de ces cellules voisines s'accolent l'une à l'autre et, ainsi adossées, forment une petite élevation à peine visible; mais il n'est pas rare de trouver un certain nombre de ces cellules élevées différenciées pareillement, et formant par leur réunion une série linéaire plus ou moins large, constituant de petites côtes saillantes à la surface du tégument (la figure 9 de la planche III représente des bandes de ce genre chez *I. parviflora*, où ce fait est constant).

Sous cette première assise externe se trouvent de trois à cinq rangées de cellules allongées, à parois minces, au milieu desquelles on distingue des paquets énormes de raphides, et qui contiennent du mucilage en grande quantité. Ces assises cellulaires constituent le tégument externe. Quant au tégument interne, il est ici presque complètement résorbé, et à voir la section du spermoderme, on comprend facilement que l'existence de ce tégument interne a été méconnue pendant longtemps.

Lors de la maturité de la graine, en effet, il est réduit (pl. III, fig. 7) à de fines lames, reste des parois membranueuses cellulaires.

L'assise protéique dérivée de l'albumen est elle-même très réduite, mais cependant elle est encore très visible et est formée de petites cellules cubiques riches en matière de réserve.

Chez *I. parviflora*, les téguments présentent une grande analogie comme structure, avec ceux de *I. Noli-tangere* décrits plus haut. Trois ou quatre assises de cellules se rencontrent ici aussi, et l'assise protéique reste également très visible.

Les papilles de la surface externe ont la forme d'un cône plus ou moins régulier, à base circulaire, et dont la hauteur est variable. Les parois épaissies de ces papilles (pl. III, fig. 9) paraissent percées d'ouvertures régulières, d'égale dimension et arrondies. Ces papilles disposées en ligne constituent à la surface des téguments non pas de petites saillies, comme c'est le cas chez quelques espèces, mais bien des crêtes régulières longitudinales très développées, surtout dans la région voisine du sommet radiculaire.

La description de ces téguments, donnée par M. Guignard, est d'ailleurs suffisamment connue, on n'a qu'à s'y reporter (1).

Chez *I. Royli*, les téguments sont relativement minces par rapport à la grosseur de la graine, une des plus volumineuses parmi les graines étudiées ici. D'après Brandza, les cellules externes du tégument seraient cubiques et surmontées chacune d'une petite proéminence sphérique (voir travail de Brandza, page 159). Le simple examen d'un lambeau détaché du tégument, convenablement débarrassé de son contenu cellulaire, fortement coloré au brun de Bismarck, permet de constater l'erreur commise par cet auteur. Ces cellules, vues de face, ont un contour nettement sinueux, et leurs parois présentent des épaississements lignifiés qui, se projetant sur le plan de la lamelle, paraissent constituer des réseaux d'épaississement des plus compliqués.

J'ai figuré (pl. III, fig. 11 et 16) deux dessins représentant ces cellules, les unes avec leur contour externe seulement et les autres avec la projection de ces épaississements. Vues au contraire sur une coupe transversale des téguments, ces

(1) GUIGNARD, Téguments des graines, *Journal de botanique*. Paris. 1893.

cellules paraissent avoir la forme d'un cône court, dont la base, au lieu d'être circulaire, serait comme rongée sur les bords.

Au sommet de ce cône se trouve une petite proéminence sphérique formant saillie. J'ai représenté (pl. III, fig. 16) la projection sur le plan vertical et sur le plan horizontal l'une de ces cellules telle qu'elle existe, de façon à permettre de se rendre compte facilement de son aspect extérieur, qui est loin de correspondre, comme on peut en juger, à la description donnée par Brandza. Les parois, très fortement épaissies par place, sont très résistantes.

Toutes les cellules de l'épiderme externe sont ainsi différenciées. Il n'est plus question ici de quelques papilles isolées comme nous l'avons vu dans les cas précédents, mais bien d'une transformation générale de *toutes* les cellules de l'épiderme, constituant ainsi un très puissant tissu protecteur à l'embryon.

Par place cependant, quelques-unes de ces cellules un peu plus volumineuses que les autres se réunissent pour former des côtes, donnant parfois un aspect chagriné à la graine.

Sous cette première assise cellulaire se trouvent quatre ou cinq rangées de cellules ovoïdes constituant le tégument externe ⁽¹⁾, les parois de ces cellules sont très fortement épaissies et présentent des ponctuations. Elles contribuent, par leur épaississement, à donner une résistance considérable aux téguments qui, quoique peu épais, sont cependant très durs.

Quant au tégument interne, il est encore, à la maturité de la graine, excessivement réduit; l'assise de cellules qui le constitue, difficilement visible sur les coupes transversales, est réduite à ses parois; on ne perçoit pas les cavités cellu-

(1) Dans la note à l'Académie que j'ai publiée à la date du 22 janvier 1900 relative à cette question, une erreur de typographie, facile à corriger d'ailleurs à la lecture, m'a fait dire « tégument interne » : c'est « tégument externe » qu'il faut lire à la 27^e ligne, p. 3.

lares. Cependant on peut s'assurer de son existence en détachant avec précaution ce second tégument qui, vu de face, se montre alors comme formé par une seule assise de cellules à parois minces qui sont régulièrement polygonales.

A ce tégument interne est accolée l'assise protéique qui est visible sur les coupes transversales de la graine mûre. Cette assise, formée d'une seule rangée de cellules, a ses parois très fortement épaissies ; elles sont remplies, ou mieux gorgées de substances de réserve, et c'est en particulier sur leurs parois que l'on trouve les dépôts les plus importants de la substance hydrocarbonée amyloïde, de Schleiden, déjà signalée précédemment (1). Cette assise protéique peut, avec un peu de soin, être assez facilement détachée et examinée de face. Elle se montre formée de cellules polygonales, très fortement serrées en un tissu épais. Les parois et les angles des cellules sont épaissis, surtout par suite des dépôts de substances de réserve. Cette assise persiste jusqu'au commencement de la germination de la graine.

Chez *I. scabrída*, étudié par Brandza sous le nom de *I. cristata*, l'épiderme de la graine, dit cet auteur, prolonge ses cellules en papilles à la surface desquelles on observe un réseau d'épaississements. Cette observation est exacte. Il existe chez *I. scabrída*, de même que chez *I. longicornu*, un spermodermis peu épais, mais dont les cellules extérieures sont résistantes. Ces cellules, qui ont été figurées planche III, figures 12 et 13, sont prismatiques dans leur région profonde et légèrement coniques vers le sommet. Vues de face, elles présentent un contour polygonal ; leurs parois sont très épaisses et fortement lignifiées. Par suite de ces épaississements, elles paraissent identiques aux parois des cellules de *I. parviflora* et sont percées de ponctuations.

Parfois aussi, plusieurs papilles plus développées que les voisines se réunissent pour former un mamelon plus ou moins volumineux.

(1) SCHLEIDEN, voir p. 28.

Sous cette assise externe se trouvent deux rangées de cellules seulement, constituant le tégument. Ces cellules ont les parois minces, elles sont allongées, sont très riches en mucilage et contiennent de nombreux raphides.

Le tégument interne est à peine visible ; quant à la couche de cellules cubiques qui se détachent presque toujours avec les téguments, elle est ici très développée et contient des substances de réserve semblables à celles des autres graines. C'est là un des caractères constants, d'ailleurs, dans toutes les graines observées.

C'est dans les deux espèces qui restent à décrire que les téguments ont leurs différenciations les plus grandes.

Chez *I. Sultani*, ainsi que chez *I. auricoma*, les cellules épidermiques, ou du moins quelques cellules externes, présentent en effet des transformations assez curieuses.

Chez *I. Sultani*, les téguments de la graine, très petite comme on sait, sont constitués par deux assises cellulaires seulement visibles à la maturité. Le tégument interne est réduit à une mince couche aplatie, colorée en brun, et dans laquelle on ne distingue plus aucun élément ni cavité cellulaire. L'assise qui constitue l'épiderme est très résistante.

Toutes ses cellules réticulées ont leurs parois très épaissies, elles sont irrégulières comme forme et leurs épaississements sont aussi inégaux.

Les parois, très fortement colorées en brun, rendent leur étude assez difficile. Par place plusieurs cellules réticulées (pl. III, fig. 18 et 19) se réunissent pour former une masse saillante du milieu de laquelle s'élève une cellule plus grande, très développée en un poil volumineux, insérée par sa pointe effilée à la base, au milieu des cellules en papilles qui l'entourent. Vues de face, ces cellules se présentent, ainsi que je l'ai figuré, planche III, figure 18. Parfois cinq ou six cellules à parois épaissies constituent les papilles et disposent leurs parois latérales en rayonnant autour du point d'insertion du poil ; ces cellules ont sur leurs parois des bandes larges de lignification formant entre elles des anastomoses.

Quant au poil lui-même, il atteint parfois de grandes dimensions ; ses parois, non colorées en brun, ainsi que celles des cellules de base qui l'entourent, sont munies, elles aussi, de bandes lignifiées anastomosées, ainsi que l'indiquent les figures 18, 19 et 20 de la planche III. Terminé à sa base en une pointe assez courte insérée au milieu des cellules en papilles, ce poil s'étale, dès sa sortie des cellules épidermiques qui l'entourent, en une sorte de coupe, sur laquelle est portée la portion libre de la longue cellule réticulée qui le constitue.

Le contenu de ces appendices épidermiques est huileux dans le jeune âge. Hermann le signale dans son travail sur *I. Sultani* et dit à ce sujet, qu'avant l'entière maturité des graines, les membranes de ces poils glandulaires sont sans structure et entourées à leur base par cinq papilles.

L'étude du développement de ces poils présente un certain intérêt. Alors que la membrane cellulaire du poil n'est pas encore différenciée, celui-ci contient en effet un liquide huileux, ainsi que le dit Hermann. Au contact de l'eau, le poil se recroqueville rapidement, répand son contenu huileux à la base des papilles qui se gonflent fortement. Lorsque l'eau a pénétré dans le poil par la membrane, celui-ci se redresse et reprend sa structure primitive. Quant au contenu huileux, il se brunit à l'air, et c'est lui qui donne aux téguments de la graine la coloration brune qu'ils possèdent.

Il est à remarquer chez *I. Sultani*, qu'alors que l'assise externe du tégument est ainsi fortement épaissie, très résistante, les couches sous-jacentes, constituant le tégument, sont réduites à une rangée de cellules, celles-ci ayant également leurs parois épaissies. De nombreux raphides y sont répartis.

Chez *I. auricoma*, la différenciation des téguments est à peu près identique. Ici encore, toutes les cellules de l'épiderme externe ont les parois brunes, épaisses, canaliculées et réticulées. Des appendices, plus volumineux encore que

ceux de l'espèce précédente, sont portés sur de petites élevures épidermiques, formées par la réunion de quelques cellules épaissies de l'épiderme. On trouvera représentée, figure 15, planche III, la section transversale du tégument mûr de la graine, sur laquelle on distinguera facilement les téguments externe et interne, t. e., et t. i., et l'assise protéique sous-jacente, a. p.

La lame parenchymateuse constituant le mésophylle du tégument est très réduite; une seule rangée de cellules prismatiques à parois assez épaisses y est seulement visible. Entre cette assise et la couche protéique formée par une rangée de cellules cubiques se trouve une région aplatie, brune, dans laquelle on ne peut distinguer aucune structure cellulaire, et qui correspond à ce qui reste du tégument interne complètement aplati et presque totalement résorbé.

Ce qui est à remarquer chez cette espèce est le peu d'épaisseur totale du tégument qui, très réduit, est en revanche formé par un tissu excessivement résistant. Les parois des cellules externes sont très épaisses et, de plus, les appendices qu'elles portent sont très gros, courts, et constituent des masses coniques très larges à la base, moins élevées cependant que les appendices pileux de *I. Sultani*.

En résumé, et pour terminer l'étude de ces téguments chez les diverses espèces d'*Impatiens*, on peut dire que la structure de ces téguments à la maturité de la graine est variable, que cette variabilité porte surtout, il est vrai, sur l'assise la plus externe, celle qui est en contact immédiat avec le sol lors de l'expulsion des graines à la maturité du fruit; mais qu'elle porte aussi sur le nombre des assises cellulaires qui constituent le tégument externe et sur la nature même des parois de ces cellules. On constate en effet, si on se reporte aux descriptions précédentes, que l'épaisseur de l'ensemble du tégument est fonction de la nature des modifications apportées à l'assise la plus externe.

Lorsque celle-ci reste mince avec quelques-unes de ses

cellules seulement, transformées en papilles, et avec ses parois relativement peu épaissies, les assises cellulaires du tégument sont au nombre de six à sept, mais, au fur et à mesure que cette assise externe a ses parois de plus en plus résistantes, le nombre des cellules sous-jacentes diminue jusqu'à être réduit à une seule rangée.

Cette variabilité dans le tégument externe est due évidemment à une adaptation spéciale difficile à expliquer. Dans tous les cas, il paraît certain que le rôle de protection rempli par les téguments à l'égard de l'amande se fait tantôt par suite de la grande épaisseur du tégument formé par plusieurs assises de cellules, dont l'externe seule se différencie; tantôt, au contraire, par l'assise externe qui est alors très fortement épaissie et qui, à elle seule, remplace les autres assises du tégument qui se résorbent en partie.

L'écrasement à la maturité de la graine du tégument interne chez les diverses espèces de Balsamines paraît être un fait constant, ainsi que celui de la présence des raphides, du mucilage, qui sont abondants dans le tégument externe.

Quant à l'assise protéique, elle persiste à la maturité de la graine; elle est très intimement reliée au tégument avec lequel elle fait pour ainsi dire corps. Cette assise protéique se détache presque toujours avec les téguments, par suite, sans doute, de la rupture facile qui se fait entre elle et l'embryon proprement dit: car à ce niveau, en effet, et à la surface de l'embryon, il n'est pas rare de trouver une région mince, occupée par une masse liquide, au milieu de laquelle se trouvent des granulations amylacées. C'est cette région qui facilite la rupture entre l'amande et l'assise protéique, qui reste ainsi accolée au tégument dans presque tous les cas.

Le tableau général suivant donnera une idée des caractères différentiels existant entre les diverses graines étudiées au moment de leur maturité.

Tableau montrant les divers caractères des graines d'Impatiens
au moment de la maturité de la graine.

NOMS des ESPÈCES.	CARACTÈRES TIRÉS DE L'EMBRYON.		CARACTÈRES TIRÉS DES TÉGUMENTS.		CARACTÈRES CONSTANTS chez toutes les espèces.
	Racine principale.	Racines latérales.	Assise externe.	Nombre de rangées de cellules sous l'épiderme.	
<i>I. Balsamina</i> . . .	La racine principale existe mais reste courte.	Quatre en verticilles.	Avec poils glanduleux, peu épaissie.	Très nombreuses.	Écrasement du tégument interne qui est toujours très réduit à la maturité de la graine.
<i>I. Noli-tangere</i> . .	Pas de racine principale.	Deux verticilles de quatre racines.	Quelques cellules développées en papilles.	Trois à cinq.	Présence d'une assise protéique reste de l'albumen, dans la graine mûre.
<i>I. parviflora</i> . . .	Une racine principale.	Quatre racines latérales.	Papilles en séries linéaires à la surface.	Quatre à cinq.	Raphides et mucilage dans les téguments.
<i>I. Royli</i>	Une racine principale.	Quatre latérales.	Cellules sinueuses, coniques, caractéristiques pour cette espèce.	Quatre à cinq.	Présence, dans les cotylédons, d'une matière de réserve abondante et d'un hydrate de carbone déposé plus ou moins abondamment sur les parois cellulaires (amyloïde).
<i>I. scabrida</i>	Id.	Id.	Papilles épaissies et ponctuées.	Deux.	
<i>I. longicornu</i> . . .	Id.	Id.	Cellules à épaississement fortement réticulées.	Une seule.	
<i>I. Sultani</i>	Une racine principale légèrement déviée sur le côté.	Pas de racines latérales.	Poils très grands portant des épaississements lignifiés anastomosés.	Deux.	
<i>I. auricoma</i> . . .	Une racine principale très peu développée.	Quatre racines latérales, à peine apparentes dans l'embryon.	Papilles très fortement épaissies et résistantes.	Une seule.	

Appareil végétatif.

Racine. — On sait déjà que la germination des graines de Balsamines ne se fait, pour certaine espèce, du moins, que dans des conditions particulières, et on se rappelle ces conditions pour le cas de l'*I. Noli-tangere*.

Laisse-t-on germer des graines de *I. Balsamina*, glanduli-

gera, *parviflora*, etc., disait déjà Reinke en 1871 ⁽¹⁾, on voit aussitôt la racine principale qui apparaît hors de l'embryon, formant une pointe entourée d'un petit anneau rond, qui est constitué par les quatre racines latérales jeunes.

L'étude du développement de ces racines a été faite déjà, et les travaux publiés à cet égard sont assez complets.

Sous le nom de *Beiwurzeln*, Reinke comprend toutes les racines qui ne sont pas nées sur une racine mère (*Mutterwurzel*), et qui peuvent se former aussi bien sur la tige que sur les feuilles; et c'est surtout sur *I. parviflora* que les recherches de Reinke ont été faites.

D'après les travaux de Heinricher ⁽²⁾ l'axe hypocotylé porterait quatre racines, désignées par cet auteur sous le nom de *Nebenwurzeln*, et il est à remarquer dans ce travail que la désignation donnée par l'auteur à ces racines est variable; tantôt, en effet, il les appelle aussi *Seitenwurzeln*. Reinke avait employé également ces deux expressions. « La racine porte, dit-il, des ramifications; racines d'ordre plus élevé. Les plus anciennes *Seitenwurzeln* se trouvent près du collet, et les plus jeunes se trouvent dans le voisinage du point végétatif de la racine ⁽³⁾. En ce qui concerne la structure même du sommet de la racine principale, quand elle existe, on la connaît. Le sommet des racines latérales lui est identique, comme on le sait aussi.

Quant à l'origine même des radicelles des Balsaminées, les travaux de MM. Van Tieghem et Douliot ⁽⁴⁾ sur l'origine des radicelles des Dicotylédones l'ont fait connaître chez une espèce, l'*I. cristatu*, chez laquelle, sous l'assise pilifère de la racine principale jeune, se trouvent six assises corticales dont la dernière est l'endoderme. Le cylindre central a un péri-cycle simple sous lequel se trouvent quatre faisceaux ligneux

(1) REINKE, *Die Phanerogamenwurzel*. Bonn, 1871.

(2) HEINRICHER, *Zur Gattung Impatiens*, in *Flora*, 1888.

(3) En opposition à ces racines *Seitenwurzeln* on a donné le nom de *Beiwurzeln* à celles qui sont sur la tige (*Loc. cit.*, traduction).

(4) VAN TIEGHEM et DOULIOT, Origine des membres endogènes. (*Annales des sciences naturelles*. Paris, 1888.)

et quatre faisceaux libériens alternes. Pour former une radicle, un arc péricyclique, comprenant quatre cellules, deux de chaque côté, d'un faisceau ligneux, accroît ses éléments. L'endoderme superposé dilate aussi ses cellules et ne les divise que par des cloisons radiales, de manière à envelopper le mamelon d'une poche digestive simple. La figure 2 de la planche II qui accompagne cette description ne laisse aucun doute à ce sujet, elle montre nettement cette disposition.

La racine principale de *I. glanduligera* a fait l'objet de recherches anatomiques, et dans l'étude de R. Gérard⁽¹⁾, on trouve la description suivante de cet organe : au moment où l'axe hypocotylé mesure cinq centimètres environ, la racine longue de deux centimètres est grêle dans toute sa portion inférieure. Elle se renfle brusquement à son sommet pour se mettre en concordance avec le diamètre de la tigelle et donner insertion à deux séries de quatre radicules, aussi volumineuses que le pivot, et dont l'ensemble constitue un système fibreux.

Ce sont ces racines latérales qui existent chez toutes les espèces d'*Impatiens*, dont la description et l'origine ont été données plus haut.

La racine de cette *Impatiens* est normale; les faisceaux ligneux présentent cependant une disposition de leurs éléments plus commune chez les Monocotylédones que chez les Dicotylédones. Ils sont discontinus et comprennent deux parties : une externe, formée de trois à quatre trachées de faible diamètre et appuyée sur le péricambium; l'autre, interne, indépendante de la précédente, commune aux quatre masses, consiste en deux larges vaisseaux ponctués isolés au milieu du tissu conjonctif. Un renflement rapide de l'axe indique généralement la limite supérieure du collet. Il débute toujours, dit M. Gérard, chez *I. glanduligera*, au-dessous du changement d'épiderme. Lorsque naissent les radicules, ces gros vaisseaux sont remplacés par un grand

(1) R. GÉRARD, Passage de la racine à la tige. (*Annales des Sciences naturelles*, t. XI, 1880, loc. cit.)

nombre de faisceaux réticulés plus étroits. M. Gérard constate que c'est exactement par le même procédé que s'opère chez les Monocotylédones la disparition des larges vaisseaux ponctués dans le passage de la tige à la racine. Il n'était pas sans intérêt, dit-il (p. 332 de son Mémoire) de faire ce rapprochement entre végétaux qui, bien que très éloignés par tous les autres caractères, présentent tant de points communs dans la forme et la structure de leurs parties voisines.

La structure histologique de la racine principale présente à peu près chez les diverses espèces examinées les mêmes caractères. En règle générale, chez les Balsaminées, cette racine principale formant le prolongement de l'axe embryonnaire ainsi que l'indiquent les figures 7, 8, 13, 14, 18, 19 de la planche I, ne se développe bien qu'au moment de la germination. On sait que dans l'embryon à l'état de repos, elle est toujours courte.

A l'extrémité de cette racine se trouve une coiffe normale (sauf chez *I. Noli-tangere*) et les cellules périphériques se développent en poils allongés, très longs, qui forment à la surface de la racine de nombreuses cellules absorbantes.

Sous cette première assise se trouve un parenchyme cortical formé de cellules isodiamétriques disposées en séries radiales et concentriques.

Ces cellules, riches en protoplasma, contiennent également presque toujours du mucilage et des raphides; celles-ci sont particulièrement abondantes vers l'extrémité, et dans la région post-terminale de la racine⁽¹⁾. Ces cellules qui laissent parfois des méats entre elles, surtout dans la région profonde, sont limitées, comme d'habitude, par un endoderme dont les cellules ont les parois subérifiées. Cet endoderme, formé de cellules prismatiques, est continu. Il contient beaucoup de matériaux de réserve sous forme de petits et nombreux grains d'amidon.

(1) Même observation peut être faite pour les racines latérales, où, d'ailleurs, la structure paraît être la même.

Un péricycle normal existe en dessous de cette assise amylacée et entoure le cylindre central. On sait déjà que c'est à ce niveau que se forment les racines de second ordre. Quatre faisceaux vasculaires sont généralement, et dans le jeune âge, déjà adossés à ce péricambium; ils alternent avec quatre faisceaux de liber régulièrement disposés. Le bois, au début, est formé par un seul vaisseau, et le liber ne contient que peu d'éléments; de sorte que la région centrale du cylindre médian est occupée par un tissu parenchymateux conjonctif formé de cellules polygonales serrées les unes contre les autres, et qui ont un contenu mucilagineux et amylacé. Mais il est à remarquer que de bonne heure dans le cylindre central, surtout dans la région médiane du tissu conjonctif, une ou plusieurs cellules se différencient, leurs parois latérales s'épaississent, se liquéfient : ces cellules se transforment en faisceaux ligneux.

Beyse⁽¹⁾ a signalé ces formations chez *I. Balsamina*, je les ai retrouvées chez d'autres espèces. Les descriptions complètes données par Beyse sont exactes, il n'y a qu'à s'y reporter. Ces descriptions s'appliquent exactement à toutes les espèces que j'ai étudiées.

Si on suit le développement de cette racine principale, et si on étudie des coupes transversales faites dans une région voisine du collet, on constate aussi bien dans *I. Balsamina* que dans *I. parviflora*, que les vaisseaux dans la moelle ne tardent pas à se développer et à s'accoler parfois deux par deux. Ils persistent et constituent un système vasculaire médullaire dont la présence dans le cylindre central de la racine des Balsaminées paraît constante. Ces vaisseaux médullaires atteignent d'ailleurs chez *I. Balsamina* de très grandes dimensions dans les racines latérales, chez lesquelles Beyse a étudié avec soin leur formation et leur développement. On pourra se reporter aux travaux de Beyse pour trouver des détails précis à ce sujet.

(1) BEYSE, *Nova acta*, déjà cité, p. 20.

Hermann ne signalait rien d'analogue pour la racine dans son travail sur *I. Sultani*, mais cependant il dit que lorsque les vaisseaux ne se rencontrent pas au centre du cylindre central, celui-ci est occupé par une moelle dont les cellules sont, au milieu, moins denses qu'à la périphérie. Les racines latérales ont généralement aussi la même structure que la racine principale, leur cylindre central est simplement plus petit, comparativement à la région corticale qui est plus épaisse. La moelle, parfois aussi, est fortement développée, et les vaisseaux médullaires y font souvent défaut.

Les racines latérales (*seiten*), ainsi que Hoffmeister et d'autres auteurs l'ont montré, sont d'origine endogène, c'est-à-dire naissent dans une région où il y a déjà du tissu secondaire. Les racines secondaires (*neben*), de formation également endogène, sont toujours devant un faisceau vasculaire de la racine mère, sur la partie ligneuse duquel elles attachent leurs premiers vaisseaux, ainsi que Schacht l'a vu (1).

Axe hypocotylé et Cotylédons. — Au moment où le système radiculaire simple ou compliqué qui a été décrit est déjà très développé, la région inférieure hypocotylée est le siège d'un développement actif. Les cellules de cette région s'accroissent comme on sait, et les cotylédons paraissent hors de terre, soutenus qu'ils sont par l'axe hypocotylé fortement grandi. Celui-ci porte à son extrémité les deux cotylédons encore accolés l'un à l'autre, et entourés eux-mêmes au sommet, par les téguments de la graine qui leur forment comme une sorte de capuchon, persistant parfois pendant un temps assez long.

Cotylédons. — Les cotylédons, grâce à leurs substances de réserve, s'accroissent, ainsi que l'axe hypocotylé, verdissent vivement et s'étalent.

Ces cotylédons qui ont des formes assez variables, sui-

(1) SCHACHT, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel*.

vant chaque espèce, sont également de taille variable : ce fait n'a rien d'étonnant, puisque dans la graine mûre l'embryon à l'état de repos est plus ou moins volumineux lui-même suivant les espèces. Il est facile avec un peu d'habitude de reconnaître à vue d'œil les cotylédons appartenant à telle ou telle espèce, quoique les différenciations externes de ces organes jeunes soient relativement de peu d'importance.

Les cotylédons de *Impatiens Noli-tangere* cependant sont assez différents des autres. Leur coloration reste toujours d'un vert clair alors que les autres espèces d'*Impatiens* ont leurs cotylédons très fortement colorés en vert foncé. De plus, alors que chez toutes les autres Balsaminées les feuilles cotylédonaires sont presque régulièrement circulaires et charnues, légèrement échancrées au sommet, celles de *I. Noli-tangere* restent minces, sont ovales, allongées, tronquées à leur extrémité, et portent au sommet de leur nervure médiane un petit mucron où viennent se terminer les nervures du cotylédon. Il en est ainsi chez *I. Sultani* (pl. IV, fig. 11 et 12).

Chez *I. scabrida* les cotylédons charnus sont ovales et un peu échancrés. Généralement, les lobes terminaux, limités par l'échancrure du sommet, sont inégaux. De plus, alors que, chez les autres espèces, la lame cotylédonaire est plane, ici elle est souvent recourbée vers la face inférieure ainsi que cela est figuré planche IV, figures 8 et 9.

I. parviflora a les cotylédons charnus aussi, mais peu épais, ils sont régulièrement ovales, allongés (pl. IV, fig. 13).

Chez *I. Royli*, qui possède les plus gros cotylédons, ceux-ci sont encore ovales, mais sont plus allongés que dans les espèces précédentes, ils se rapprochent plutôt de ceux de *I. Balsamina*, mais alors que, chez la Balsamine ordinaire, les cotylédons sont partagés par la nervure médiane en deux parties égales, les cotylédons de *I. Royli* ont souvent un limbe plus développé d'un côté que de l'autre.

Parfois leurs bords marginaux sont concrescents sur une

marge seulement, il en résulte une pièce unique cotylédonaire, formée par la réunion des deux cotylédons, ainsi que celle qui est représentée figure 6, planche IV.

Dans deux cas seulement, j'ai pu observer la suture complète des deux bords marginaux des feuilles cotylédonaires, l'ensemble formé ainsi par les deux cotylédons soudés avait l'aspect d'un entonnoir bilobé sur les bords externes, l'axe végétatif central se développant normalement en son milieu.

Ce sont là des cas tératologiques assez rares. La taille définitive que peuvent atteindre ces cotylédons est variable aussi, d'une espèce à l'autre, ainsi que la durée pendant laquelle ils persistent sur l'appareil végétatif accru. Chez *I. Balsamina*, par exemple, les cotylédons atteignent jusqu'à 25 millimètres de long sur 18 de large et persistent parfois encore sur des plantes ayant deux mois d'existence et prêtes à fleurir. Chez *I. Royli*, les cotylédons ont à peu près même taille, mais ils ne persistent pas aussi longtemps, épuisés qu'ils sont par l'accroissement rapide et énorme de la plante.

Chez *I. Noli-tangere*, les cotylédons n'atteignent jamais plus de deux à trois centimètres de long sur deux centimètres de large ; il en est de même d'ailleurs chez *I. parviflora*.

Chez *I. Sultani* et *I. auricoma*, les cotylédons tombent de bonne heure ainsi que les feuilles inférieures de la jeune tige qui a tendance à se dénuder vers la base. Chez *I. scabrida* et *I. leptoceras*, les cotylédons sont de taille moyenne, assez charnus, et persistent généralement jusqu'au moment où l'appareil végétatif a une vingtaine de feuilles.

La structure histologique de ces cotylédons est, dans ses grandes lignes, la même pour toutes les espèces ; elle a déjà été décrite.

Dès que les matériaux de réserve, dont on connaît l'existence dans les cotylédons jeunes, sont en voie de résorption (ce qui, on le sait, marque la première phase de la période germinative), les cellules s'agrandissent sans être le siège de formations nouvelles par division, et aussitôt après la dissolution des parois épaissies, jusqu'au moment où ils disparaissent.

sent (c'est-à-dire parfois un temps assez long), ces cotylédons verdissants sont le siège d'une active assimilation qui a été très bien étudiée par Heinricher dans son travail sur la biologie de quelques espèces d'*Impatiens*.

Tige hypocotylée. — Chez *I. Balsamina*, où Beyse a étudié avec soin la course des faisceaux dans tout l'ensemble du végétal, il existe dans le cylindre médullaire de la tige certains vaisseaux spiralés, isolés des autres faisceaux. Ces vaisseaux spiralés ont dans la région hypocotylée de la tige une disposition autre que celle qu'ils ont dans la portion de la tige située au-dessus des cotylédons. Dans la région hypocotylée, les vaisseaux isolés se trouvent aussi bien à l'intérieur et devant les faisceaux que dans l'intervalle compris entre deux faisceaux voisins.

Chez *I. Balsamina* il n'y a que quatre gros faisceaux, entre lesquels se trouvent des vaisseaux isolés. Voir schéma de cette disposition, planche V, figure 15.

Chez *I. parviflora*, il existe huit faisceaux dans la partie hypocotylée. Ces faisceaux ont tendance à se rapprocher par paires pour former quatre masses. Celles-ci sont séparées par de plus grands intervalles que ceux qui se trouvent entre chacun des faisceaux considérés à part. Les faisceaux isolés ne se forment ici que dans les grands intervalles, par conséquent ils sont alternes avec deux des gros faisceaux (Voir schéma de la planche V, fig. 16). Beaucoup de ces vaisseaux isolés se dirigent vers les deux feuilles cotylédonaires, quelques-uns moins nombreux continuent leur marche dans la région hypocotylée de la tige et s'anastomosent ou se rattachent aux faisceaux de cette tige, de sorte que, par suite de leur accollement au côté médullaire de ces faisceaux, ils disparaissent dans les espaces interfasciculaires de la tige. Le schéma donné par Beyse, et reproduit ici, planche V, figure 17, montre bien exactement l'ensemble de la course de ces vaisseaux dans la région radiculaire et hypocotylée, supposée étalée sur un plan vertical. Dans la partie infé-

rière de l'axe hypocotylé, les vaisseaux isolés et disséminés entre deux paires de faisceaux se rassemblent en petits groupes et vont ainsi dans la racine où ils constituent les groupes primaires vasculaires des racines déjà développées. Les vaisseaux isolés, d'après Beyse, se formeraient avant le développement des faisceaux vasculaires. Dans la région hypocotylée, ils prennent naissance entre quatre régions, disposées en croix, mais, par suite de la croissance du tissu fondamental, ils sont forcés de changer de place, repoussés qu'ils sont par cette croissance.

La tige hypocotylée est, dans toutes les espèces étudiées, cylindrique. Cette tige hypocotylée, dans ses grandes lignes, est construite de la même façon et a la même structure histologique générale.

Sous un épiderme externe présentant les mêmes modifications de détail que l'on retrouvera en étudiant les épidermes des tiges, on trouve un parenchyme formé d'un plus ou moins grand nombre de cellules. Ce parenchyme, dont la forme des cellules est légèrement variable, et qui constitue le manchon cortical, épaissit ses parois cellulaires pour donner plus de résistance à l'ensemble. La dernière assise constitue toujours l'endoderme qui se continue ainsi comme un manchon cylindrique sans aucune interruption, de la racine à l'axe hypocotylé, et à l'ensemble des organes aériens jeunes. Dans le parenchyme cortical se trouvent encore de nombreuses cellules à mucilage, à raphides, à chlorophylle et à amidon. Le péricycle du cylindre central est formé par une seule assise riche en amidon.

La moelle est parfois volumineuse (*I. Balsamina*, *I. Sultanii*, *I. auricoma*), d'autres fois elle disparaît de bonne heure, et chez *I. Noli-tangere*, *I. Royli*, *I. parviflora*, on perçoit déjà dans la tige hypocotylée jeune un creux formé par la résorption de cette moelle, ou plutôt par sa disposition sur les flancs de l'écorce de la tige qui se creuse ainsi, et devient de très bonne heure tubuleuse, excepté cependant dans les régions nodales et le collet.

La place des faisceaux libéro-ligneux, leur nombre, leurs relations avec les vaisseaux isolés dans la moelle, sont variables et permettent parfois de faire des distinctions entre les diverses espèces. Ces observations ont été faites déjà pour un certain nombre d'espèces et on sait, qu'à ce propos, la tige hypocotylée présente quelques modifications.

La tige hypocotylée de *I. parviflora* présente à peu de chose près les mêmes caractères que ceux de la tige épicotylée, dit Monal⁽¹⁾ dans une série de recherches faites en 1888 et où il la décrit ainsi :

La couche la plus externe des cellules possède des épaississements aux angles et devient, par suite, collenchymateuse. Au-dessous, le parenchyme formé de grandes cellules polyédriques est limité par un endoderme amylicifère. Ce collenchyme n'existe pas à la base, au point où prennent naissance les racines latérales. Le péricycle parenchymateux devient bientôt l'origine de formations inter-fasciculaires, analogues à celles de la tige épicotylée.

La moelle n'offre pas de caractères particuliers, les derniers vaisseaux centripètes se continuent jusqu'aux cotylédons.

Dans cette plante, la structure des deux segments, épicotylé et hypocotylé, peut donc être considérée comme identique.

Comme on le voit, la présence des vaisseaux séparés isolés dans la moelle avait échappé complètement aux observations de l'auteur qui, malgré l'époque où ces recherches étaient faites (1888), n'avait pas pris connaissance des travaux antérieurs de Beyse (1881).

La tige hypocotylée que j'ai étudiée chez *I. Royli* (espèce à feuilles verticillées) présente sur une section transversale faite dans une tige déjà bien développée huit gros faisceaux libéro-ligneux, et dans l'intervalle laissé entre chaque deux faisceaux, on trouve des vaisseaux spirales.

Ceux-ci, très nettement isolés, surtout dans la région

(1) MONAL, *Tige hypocotylée et épicotylée*. Travail non publié, imprimé en 1888.

inférieure de la tige hypocotylée, se dirigent en partie vers les cotylédons et, comme dans le cas précédent, s'incurvent en partie pour s'accoler aux gros faisceaux dans la région de la tige épicotylée.

Une section faite dans l'entre-nœud supérieur aux cotylédons ne laisse plus percevoir aucun de ces vaisseaux isolés, ceux-ci sont accolés aux gros faisceaux et cheminent dans la tige avec eux pour se joindre aux faisceaux des feuilles. A ce niveau ces faisceaux sont au nombre de dix toujours, et il n'est pas rare de trouver sur ces dix faisceaux cinq qui sont très développés et cinq plus petits. Ces faisceaux sont entourés d'un parenchyme conjonctif médullaire à petites cellules dans lequel on reconnaît, parfois assez facilement, les vaisseaux isolés ou accolés.

Les tiges hypocotylées des autres espèces présentent les mêmes caractères que ceux que je viens d'indiquer, et les recherches publiées par Beyse, qui a suivi avec le plus grand soin toutes les formations *secondaires* et les dispositions des éléments, de même que leur rapport entre eux, ne peuvent être que confirmées absolument; elles sont d'une grande exactitude et comprennent tous les détails les plus précis sur la structure, sur le développement de l'axe hypocotylé pendant sa période primaire et pendant sa période secondaire, ainsi que celles de la tige et des rameaux de second ordre.

Les conclusions de ce travail seront rapidement consignées ici, plutôt pour éviter au lecteur de recourir au livre de Beyse que pour les comparer aux résultats trouvés chez les autres espèces.

Ces conclusions intéressent d'ailleurs *tout l'appareil végétatif*, qui, histologiquement, a fait l'objet de telles recherches de la part de Beyse que l'on peut considérer les descriptions données par ce savant comme étant absolument complètes. Il n'y a plus à y revenir, il suffit de les consulter.

La structure des racines aussi bien que celle des tiges

est à peu près la même chez toutes les espèces, sauf des questions de détails telles que la persistance de la moelle centrale ou sa disparition au milieu de la tige qui devient creuse, excepté dans la région des nœuds. Les modifications de l'épiderme de la tige sont les mêmes que celles de l'épiderme des feuilles, elles seront signalées dans le chapitre relatif à la structure histologique du pétiole.

L'ensemble des caractères histologiques montre que les *Impatiens* font partie du groupe des plantes peu résistantes dont l'appareil mécanique de soutien est peu développé, comme l'admettait déjà Schwendener⁽¹⁾; les éléments résistants contenus dans les tissus des *Impatiens* ne sont pas fibreux, mais sont réduits à des cellules de collenchyme, et à de rares cellules libériennes peu épaisses. Le liber, d'une façon générale, est excessivement réduit, il est constitué toujours par un tissu mou sans fibres lignifiées, il est généralement peu développé, ne forme pas un cercle continu autour de l'anneau de bois. Les faisceaux libériens sont en groupes isolés, en nombre variable. Dans quelques cas le liber secondaire est très réduit, peut même ne pas se développer; surtout dans ce cas, dit Beyse, les cellules du bois sont accolées immédiatement à la couche interne des assises de l'écorce et le liber des faisceaux libéro-ligneux d'origine primaire n'est que peu développé.

Dans la région des nœuds renflés de la tige, surtout dans la région la plus inférieure et dans la partie hypocotylée, le système ligneux n'est pas plus développé. Il ne s'y fait pas de fibres, mais seulement des cellules de collenchyme très épaisses et résistantes. Dans ces nodosités, il n'existe plus ou presque plus de cellules à parois minces, au dire de Beyse; cependant j'ai constaté chez *I. Noli-tangere* et chez d'autres espèces, la présence constante d'une moelle centrale au niveau de ces nodosités, moelle qui est formée par un parenchyme conjonctif à cellules polygonaux à parois

(1) SCHWENDENER, *Mechanisches Prinzip*. Leipzig, 1874.

minces, et, au milieu de ce tissu très riche en eau et en mucilage, j'ai retrouvé des faisceaux isolés semblables à ceux qui ont été signalés précédemment. L'enveloppe collenchymateuse est, dans ces régions, très épaisse.

C'est grâce à ce tissu collenchymateux sous-épidermique et au tissu fondamental parenchymateux riche en eau, turgescent par conséquent, que les appareils végétatifs aériens des *Impatiens* sont résistants. Leurs caractères histologiques constants sont, somme toute : *absence de tissus de soutien sclérenchymateux formant un stéréome résistant, ainsi que l'absence presque complète de fibres lignifiées*. Ce fait paraît constant chez toutes les espèces, même chez celles qui atteignent de très grandes tailles et où les tiges sont creuses.

L'I. Royli, une des plus grandes espèces du genre, présente elle aussi ces caractères. Si, en effet, on examine une section transversale faite sur une tige âgée, on y trouve sous l'épiderme qui présente les caractères déjà décrits, un collenchyme formé de cellules à parois fortement épaissies, et constitué par cinq ou six rangées de cellules. Sous ce premier tissu, quelques rangées de cellules parenchymateuses entourent l'anneau libéro-ligneux, dont le bois est très développé, et forme un anneau complet à éléments lignifiés. Le liber, peu développé chez cette espèce, constitue des îlots en face des faisceaux ligneux primaires seulement; ceux-ci sont facilement reconnaissables et font saillie sur l'anneau de bois secondaire. Les cellules adossées à cet anneau de bois, vers l'intérieur, constituent la moelle dans laquelle se trouvent quelques vaisseaux isolés. Cette moelle formée par six ou sept rangées de cellules est limitée vers le centre par une assise de cellules plus allongées qui bordent la cavité cylindrique creusée dans l'intérieur des entrenœuds des tiges âgées. Chez *I. Sultani* et surtout chez *I. auricomia*, dont l'étude anatomique n'avait pas encore été faite jusqu'alors, la même structure histologique a été constatée, mais ici, comme chez *I. Balsamina*, la moelle est conservée partout. On retrouve également dans cette moelle

les vaisseaux isolés signalés chez les autres espèces et qui, ici encore, sont presque toujours isolés, ou réunis quelquefois par deux. Ils sont spirales, cylindriques, entourés d'un tissu parenchymateux à cellules larges.

C'est surtout à la base de la tige et dans l'axe hypocotylé inférieur qu'ils sont bien visibles.

Disposition des feuilles sur la tige.

L'étude de la phyllotaxie chez les *Impatiens* est fort intéressante, car la disposition des feuilles sur la tige des diverses espèces de Balsamines présente des modifications profondes.

Si les caractères morphologiques de la fleur ont permis de grouper sans hésitation toutes les *Impatiens* en un genre unique nettement défini par ses caractères floraux, il est curieux de voir les caractères tirés de la disposition des feuilles aussi variables d'une espèce à l'autre, on peut dire même d'un point à un autre de l'appareil végétatif d'une même espèce.

Si on ajoute les caractères de variabilité de certains organes (stipules), et les caractères histologiques des épidermes, on comprendra les restrictions faites par les botanistes descripteurs lorsqu'ils définissent le groupe des *Balsaminées*.

Ce sont des herbes, disent-ils⁽¹⁾, parfois sous-frutescentes, *glabres* ou *chargées de poils*, à feuilles *alternes* ou *opposées*, *sans stipules*, avec *pétiole glanduleux* à la base. Comme on le voit, ces descriptions sont vagues et les variations relatives aux feuilles et aux poils entrent en ligne de compte. On verra plus loin que, en ce qui concerne les deux derniers caractères tirés de l'absence des stipules et de la présence d'un pétiole glanduleux, il y aura lieu de

(1) BAILLON, *Histoire des plantes*, Paris, 1874.

faire les mêmes restrictions ; quelques espèces ont en effet des stipules, quelques autres n'ont pas de pétiole glanduleux.

Engler et Prantl⁽¹⁾, dans leur récent ouvrage, donnent ces caractères aussi, relatifs à l'appareil végétatif : végétaux *glabres* ou *velus*, souvent charnus, à feuilles *alternes* ou *opposées* ou *verticillées* ; herbacées, à nervures fibreuses *sans stipules*. Il est à remarquer, ajoute Warburg, l'auteur de la monographie des Balsamines, dans ce grand ouvrage, que la disposition verticillée parfois des feuilles inférieures fait souvent place à la disposition spiralée des feuilles supérieures.

Ces seules citations, que l'on pourrait multiplier, montrent suffisamment que l'appareil végétatif, issu d'embryons appartenant à un même genre, mais présentant de grandes différenciations dans ses parties constitutives chez des espèces voisines, montre encore en se développant des différences sensibles intéressant aussi les organes aériens de l'appareil végétatif.

En faisant ces simples constatations, et avant d'étudier cette disposition des feuilles ainsi que leur structure anatomique et celle de leurs appendices, il est bon de rappeler que de nombreux anatomistes se sont occupés de cette question déjà et que la course des faisceaux dans les feuilles, l'étude des traces foliaires et les études de phyllotaxie en général ont été faites sur de nombreux genres.

A propos des *Impatiens* en particulier, il faut citer les belles recherches de Beyse dont j'ai eu occasion de parler déjà souvent ici⁽²⁾, celles de Lestiboudois⁽³⁾, celles de Wilhelm Hermann⁽⁴⁾ reprise en partie du travail de Beyse,

(1) ENGLER ET PRANTL, *Pflanzenanatomie*. Leipzig 1895.

(2) BEYSE, *Untersuchungen*, etc. *Nova acta*. Voir p. 20.

(3) LESTIBOUDOIS, *Annales des Sciences naturelles*, t. X, 3^e série, Phyllotaxie anatomique.

(4) W. HERMANN, déjà cité, voir p. 21, et SCHVENDENER, *Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau*, etc. Leipzig, 1874.

et enfin une publication récente de M. P. Vuillemin⁽¹⁾ à la Société botanique de France et spécialement relative à l'*I. Royli*.

Un résumé succinct de ces différentes recherches et des observations que j'ai faites sur ce point sera fait ici rapidement.

Qu'il me soit permis de rappeler que l'apparence extérieure de la disposition de feuilles sur la tige est souvent trompeuse, et qu'il est nécessaire, pour établir nettement les relations phyllotaxiques des feuilles entre elles, d'employer la méthode des coupes et de faire l'étude de la course complète des faisceaux foliaires.

En cela Beyse a rendu de grands services pour quelques espèces, appliquant déjà les données émises par Nægeli en 1858. Ainsi que Nægeli le dit en effet⁽²⁾, on peut déduire la disposition des feuilles d'une plante par l'arrangement et le nombre des faisceaux, tant que ces derniers sont parallèles entre eux et qu'ils ont une direction verticale. Or, c'est le cas chez toutes les espèces d'*Impatiens*.

Il résulte de toutes les observations faites que les deux feuilles cotylédonaire chez les espèces que j'ai examinées sont toujours opposées au moment où l'axe hypocotylé sort de terre. Cette disposition est encore nettement visible sur des tiges jeunes, ayant déjà cependant cinq à six nœuds très développés. Elle est encore souvent visible plus tard sur des tiges âgées.

Sur les vieilles souches, alors que les cotylédons ont disparu depuis longtemps, et malgré les formations secondaires qui ont considérablement accru la tige hypocotylée en épaisseur, on peut encore vérifier ce fait, en examinant les traces foliaires qui laissent voir leur cicatrice triangulaire à la surface de la tige âgée et durcie.

Chez *I. Royli*, une des plus intéressantes à étudier au

(1) *Bulletin de la Société botanique de France*, février 1900.

(2) NÆGELI, *Ueber das Wachsthum des Stammes*, etc. (*Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1858, loc. cit.)

point de vue phyllotaxique, et qui fait partie du groupe des « *verticillatæ* ou *oppositifoliæ* de Hooker » (ainsi que cela a été dit déjà page 7 de ce mémoire), voici les observations que l'on peut faire.

Sur une jeune plante ayant par exemple déjà cinq à six nœuds bien accrus, on constate au premier nœud la présence de deux feuilles cotylédonaire nettement opposées comme on sait.

Au deuxième nœud se trouvent quatre feuilles qui paraissent verticillées et insérées sur le léger renflement constituant ce nœud. Deux de ces feuilles sont superposées aux feuilles cotylédonaire, les deux autres sont dans un plan perpendiculaire. Au troisième nœud, alors que l'on devrait s'attendre à trouver encore un verticille de quatre feuilles, on ne trouve au contraire qu'un verticille de trois feuilles qui, dès lors, établi à partir de ce troisième nœud, se retrouve sur tous les autres nœuds de la tige principale, jusqu'au sommet de cette tige, qui, parfois, cependant, atteint de grandes dimensions.

Sur le troisième nœud il est à remarquer que l'une des feuilles du verticille trifoliaire paraît insérée sur la même verticale qu'une des feuilles du verticille immédiatement inférieur, inséré par conséquent sur le deuxième nœud; et il est à remarquer également que cette feuille est toujours celle qui est sur la génératrice verticale alternant avec celle des cotylédons.

Un simple examen du schéma figuré planche IV, figure 2, permettra de comprendre facilement cette disposition curieuse des feuilles cotylédonaire et caulinaire de *I. Royli*. Toutes ces feuilles portent à leur aisselle des bourgeons axillaires normaux. Ceux-ci se développent plus ou moins rapidement et constituent un ensemble assez compliqué.

Les rameaux de second ordre nés à l'aisselle des feuilles verticillées par trois sont assez nettement disposés par trois, mais il n'est pas rare de constater l'avortement complet ou le peu de développement de l'un d'eux. Sur ces

rameaux de second ordre, le premier nœud est rarement bien apparent, il est souvent peu fortement renflé, et ne porte presque toujours qu'une seule feuille semblable aux feuilles de l'axe principal, mais moins grandes. A l'aisselle de celles-ci naît un rameau de troisième ordre aux dépens du bourgeon axillaire toujours développé. Le deuxième nœud du rameau de second ordre porte ses trois feuilles normales verticillées comme sur la tige principale, il en est de même pour les nœuds suivants jusqu'au sommet du rameau où, à la base de l'inflorescence qui termine ce rameau, on retrouve encore les trois feuilles verticillées normales, mais très petites. Ce fait cependant n'est pas constant, et il n'est pas rare de voir les extrémités de quelques rameaux secondaires qui n'ont plus la disposition verticillée des feuilles, mais au contraire une alternance très nette de celles-ci.

Au sommet des rameaux de deuxième ordre, et surtout sur les rameaux de troisième et de quatrième ordre, les feuilles redeviennent isolées; de plus, l'axe étant fréquemment tordu (comme chez d'autres espèces étudiées plus loin), les feuilles paraissent insérées sur ce rameau de troisième ordre, comme sont insérées les feuilles du rameau principal, chez *I. parviflora*, par exemple.

En résumé, les angles formés par les nervures des feuilles d'un même verticille chez *I. Royli* peuvent être exprimées de la base au sommet de la tige par les fractions suivantes : premier nœud, $1/180$; deuxième nœud, $1/90$; troisième nœud et suivants, $1/120$.

Quant aux rameaux de troisième et quatrième ordre, ils peuvent porter des feuilles insérées suivant l'angle de divergence $3/8$, assez commun chez d'autres espèces d'*Impatiens*, comme on le verra.

Il est à remarquer enfin très souvent que les bourgeons axillaires de la région inférieure de la tige principale n'ont qu'un très petit développement et disparaissent même souvent, ainsi que les feuilles à l'aisselle desquelles ils sont nés.

J'aurai à revenir sur cette disposition particulière des

feuilles en verticille de quatre et de trois, avec alternance parfois; mais auparavant il me paraît utile de continuer la description des dispositions des feuilles chez les autres espèces.

Chez *I. Noli-tangere*, de même que chez *I. parviflora*, *I. longicornu*, *I. scabrida* et *I. Sultani*, la disposition générale des feuilles paraît être à peu près identique. Je les décrirai ensemble, car les observations faites à ce sujet sur ces diverses plantes, et sur ce point spécial, montrent que ces espèces se comportent à peu près de la même façon l'une et l'autre.

Les observations de Beyse sur *I. Noli-tangere* sont confirmées absolument par mes recherches personnelles, ainsi que celles qui ont été faites sur *I. parviflora*.

Hermann a bien décrit chez *I. Sultani* la course des faisceaux, que les traces foliaires des feuilles visiblement apparentes sur la tige, dénudée à la base de cette espèce, permettent de vérifier facilement.

Chez *I. Noli-tangere*, que je décrirai d'abord, voici comment les choses se passent.

Lors de la germination, l'axe hypocotylé s'accroît ainsi que je l'ai dit déjà page 34, souvent sous terre et profondément. Il porte sur ses flancs deux cotylédons opposés.

Disons dès maintenant, pour faciliter l'étude de la disposition des faisceaux, qui va suivre, et leur course dans la tige, que chacun des cotylédons, aussi bien que chacune des feuilles caulinaires normales, possède trois cordons vasculaires : l'un médian, les deux autres latéraux. Le faisceau médian est généralement le plus faible, les deux latéraux sont plus forts.

De mes observations, il résulte que le premier nœud, au-dessus du nœud portant les cotylédons, possède deux feuilles normales; elles paraissent opposées, mais réellement elles ne le sont pas, l'une d'elles est toujours insérée un peu en dessous de l'autre. Les nœuds supérieurs présentent les caractères suivants, presque toujours constants : trois nœuds

très rapprochés les uns des autres sont renflés et portent chacun une feuille, mais celles-ci sont tellement rapprochées les unes des autres, qu'elles paraissent parfois encore verticillées, surtout dans la jeune plante, avant l'allongement des entre-nœuds, qui, ici, est presque toujours relativement faible, comparativement aux autres espèces, *I. Royli* par exemple.

Deux nœuds supérieurs présentent encore quelquefois, mais moins fréquemment cependant, ce rapprochement des feuilles, et ce n'est réellement qu'à partir du huitième nœud que les feuilles paraissent bien isolées et que les entre-nœuds se développent un peu, séparant ainsi les feuilles les unes des autres. A ce moment alors, dans la région supérieure de l'appareil végétatif, l'axe de la tige subit des torsions considérables, le renflement en nodosités volumineuses s'accroît, et la plante prend alors l'aspect qu'on lui connaît.

La course des faisceaux seule permet dans un tel appareil de déterminer exactement la relation phyllotaxique.

Beyse et Hermann l'ont déjà établie chez *I. Noli-tangere*, elle est de $3/8$, avec cette restriction que cette disposition n'est réellement régulière qu'à partir de la cinquième feuille depuis la base : celle qui est figurée avec le n° 3 sur le schéma figure 4, planche IV. A cette hauteur, la disposition spiralée des feuilles se fait normalement. La course complète des faisceaux dans cette espèce peut être d'ailleurs décrite ainsi : les quatre faisceaux de la tige hypocotylée parcourent cette tige, en restant parallèles à l'axe central ; ils s'unissent dans le nœud sur lequel sont insérés les cotylédons avec les faisceaux de la première et de la deuxième feuille dont le faisceau médian se dirige sur les cotylédons, formant ainsi les six faisceaux du membre hypocotylé. Dans le deuxième entre-nœud, on trouve sept faisceaux. De la première feuille se détache le faisceau moyen, qui ira à la dixième feuille ; le faisceau moyen de la septième feuille s'unit au faisceau latéral droit, et le faisceau latéral droit de la troisième feuille s'unit sur la gauche.

Sur le nœud où se trouve la deuxième feuille, deux faisceaux se détachent, ce sont les médians des sixième et septième feuilles. Sur le faisceau latéral droit s'unit le faisceau médian de la troisième feuille, sur le faisceau latéral gauche s'unit le faisceau médian de la quatrième. Dans le nœud où se trouvent les troisième et quatrième feuilles, il y a une légère modification. Sur la quatrième feuille, de même que sur la deuxième, on trouve quatre faisceaux : ce sont les faisceaux médians de la neuvième et de la douzième feuille, qui se bifurquent. Les faisceaux médians de la sixième et de la septième se rejoignent latéralement sur les côtés. Sur la troisième feuille se dirige le cordon de droite de la cinquième, dont le faisceau médian se soude sur le faisceau de droite de la troisième feuille, et dont le faisceau de droite se dirige sur la première. De cette façon on trouve, dans le troisième nœud et dans tous les suivants, huit faisceaux vasculaires.

A partir de la douzième feuille, la disposition des faisceaux foliaires qui courent le long de la tige reste la même.

On peut, dit Hermann, la résumer ainsi d'après les données de Nægeli : « Le nombre des faisceaux, tant dans les entre-nœuds les plus élevés de l'axe principal que dans les rameaux latéraux, étant régulièrement de huit, la neuvième feuille d'un cycle se trouve située au-dessus de la première feuille de ce même cycle. En réunissant les points d'insertion des feuilles les uns avec les autres, on constate que la spirale qui les joint ainsi fait trois fois le tour de l'axe principal. »

L'angle de divergence est dès lors exprimé par la fraction $\frac{3}{8}$, il est égal à 135° . Beyse et Hermann admettent que chez *I. Sultani*, *I. leptoceras* et *I. parviflora* la relation phyllotaxique est la même.

Mes observations permettent de compléter celles faites précédemment en ce qui concerne les nœuds inférieurs chez quelques espèces.

Impatiens scabrída porte aussi deux feuilles cotylédo-

naires opposées, puis au nœud suivant, c'est-à-dire au deuxième, on constate encore la présence de deux feuilles opposées normales, ayant leur plan médian dans un plan perpendiculaire au plan médian des cotylédons. Au troisième nœud, deux feuilles opposées encore sont disposées dans le même plan que les feuilles cotylédonaire. A partir du quatrième nœud seulement on ne trouve plus qu'une feuille, et dès le troisième nœud les entre-nœuds sont très développés. De plus, une torsion de l'axe rend très difficiles les observations des relations des feuilles entre elles, qui cependant, ici encore, paraissent nettement insérées avec un angle de divergence de 135° . La figure 3 de la planche IV, ainsi que la figure 1 de cette même planche, montrent cette disposition des feuilles. *I. longicornu* présente les mêmes caractères exactement. Quant à *I. Sultani*, qui présente aussi trois nœuds à feuilles opposées décussées, elle est une des rares Balsamines se prêtant le plus facilement à cette démonstration de l'insertion des feuilles suivant la relation $3/8$. Le seul examen de la tige âgée dénudée et privée de feuilles permet le contrôle des observations de Hermann; il en est de même chez *I. auricoma*.

Chez *I. Balsamina* qui est, somme toute, l'espèce la plus connue de la famille, la disposition des feuilles est variable encore, et ne rentre dans aucun des types décrits ci-dessus. Chez *I. Balsamina*, en effet, quand on étudie les traces des faisceaux, on constate que le nombre de ces faisceaux est très différent d'un nœud à un autre, la disposition des feuilles n'est nullement constante, même sur un pied unique observé, soit à la base, ou en son milieu, ou à son sommet. Alors que dans la partie épicotylée de la tige de beaucoup d'espèces (*I. Sultani*, *I. parviflora*, *I. leptoceras*, *I. longicornu*), on trouve huit faisceaux, rarement sept, dont quatre forts et quatre faibles, on constate ici chez *I. Balsamina* un nombre de faisceaux bien plus grand; il y en a parfois jusqu'à quatorze et même dix-huit, dès le deuxième entre-nœud.

De plus, les feuilles sont très fortement serrées les unes contre les autres, l'ensemble de l'appareil foliaire constitue une pyramide touffue, les nœuds sont peu nettement accusés, et dans le voisinage du sommet végétatif, il n'est pas rare de constater, du moins chez les espèces cultivées dans les jardins, une sorte de raccourcissement de l'axe principal, qui est cause sans doute de l'insertion rapprochée des feuilles et de la disposition variable apparente de ces feuilles sur l'axe végétatif. J'ai cependant remarqué souvent que, aux cotylédons opposés de *I. Balsamina* (voir pl. IV, fig. 5), fait suite au deuxième nœud un verticille de quatre feuilles. Le troisième nœud ainsi que le quatrième portent trois feuilles également verticillées, l'une des feuilles (n° 2 sur la planche) du verticille supérieur étant superposée à l'une des feuilles (numérotée 1) du verticille inférieur. Ce n'est qu'à partir de ce moment que la disposition des feuilles devient très variable.

Joanne Roeper⁽¹⁾, dans son livre publié en 1830, avait déjà remarqué que la disposition des feuilles de *I. Balsamina* présentait des particularités spéciales, et il consacre à cette étude un assez long temps; il arrive à conclure qu'au moment où les cotylédons sortent de terre, les feuilles primordiales opposées n'ont pas de stipules, et que les feuilles dans la tige paraissent disposées de façon à ce que la sixième soit au-dessus de la première, et souvent, dit-il (mais pourtant pas toujours), la spire va de droite à gauche (*traduction*).

L'*I. Balsamina* paraît être un type intermédiaire entre les espèces à feuilles alternes et les espèces à feuilles opposées ou verticillées, et à ce titre l'étude détaillée de la disposition de ses feuilles présente un grand intérêt.

Lestiboudois avait déjà signalé ce fait, mais Beyse paraît l'avoir mis en doute, tout en ne rectifiant pas les premières observations faites. Voici, d'après mes recherches person-

(1) JOANNE ROEPER, *De floribus et affinitatibus Balsaminæarum*. Basilæ, 1830.

nelles ce qui se passe chez cette espèce. Les cotylédons sont toujours nettement opposés. Les quatre faisceaux primitifs de l'axe hypocotylé se fusionnent sous les cotylédons, et au-dessus de ceux-ci, chaque faisceau se partage en deux; ce qui donne huit faisceaux. Deux nouveaux se forment alors dans l'intervalle de deux cotylédons.

A ce niveau donc, sur une section de la tige, on trouve dix faisceaux normaux. L'ordre quinaire, ainsi que le dit Lestiboudois⁽¹⁾, est dès lors commencé. Les feuilles primordiales restent opposées, les feuilles supérieures sont légèrement déplacées et naissent dans l'ordre suivant: la première est placée vis-à-vis d'un faisceau primitif; la deuxième vis-à-vis d'un autre faisceau primitif; la troisième vis-à-vis le faisceau qui s'est formé au-dessus d'un des cotylédons; la quatrième et la cinquième, vis-à-vis des deux derniers faisceaux primitifs.

La disposition pentastique est donc ici nettement établie, et l'angle de divergence des premières feuilles peut être exprimé par la fraction $\frac{2}{5}$ (angle de 144°). Mais cette disposition ne se maintient pas; souvent, les faisceaux se divisent et leur nombre augmente. Presque toujours le nombre cinq est augmenté de trois et on rencontre dans les sections des tiges, faites au sommet de l'appareil végétatif, jusqu'à quinze faisceaux, ainsi que je l'ai déjà signalé précédemment.

Ces faisceaux, disposés assez régulièrement, sont parfois séparés et sont d'autres fois rapprochés les uns des autres. La spire passant par la base de toutes les feuilles comprises entre deux feuilles superposées verticalement comprend, dans cette région supérieure de l'appareil végétatif, huit feuilles, et elle fait trois fois le tour de la tige.

La relation phyllotaxique redevient donc ici ce qu'elle est chez d'autres espèces d'*Impatiens*, c'est-à-dire $\frac{3}{8}$; l'angle de divergence est encore de 135° .

(1) *Phyllotaxie*, déjà cité, p. 77.

Cette curieuse disposition que j'ai figurée planche IV, figure 5, en un schéma, ne manque pas d'un certain intérêt, elle confirme en partie les données de Lestiboudois.

En résumé, à ce propos de l'insertion des feuilles chez les espèces étudiées, on peut admettre que les caractères tirés de cette disposition sont encore variables.

Et, en ce qui concerne les espèces à feuilles verticillées, il ne reste pas moins étonnant non plus, ainsi que je le disais plus haut, de voir à un verticille de deux feuilles d'abord au premier nœud (feuilles cotylédonaire), de quatre au deuxième nœud (premières vraies feuilles caulinaires), faire suite un verticille de trois feuilles qui s'établit dès le troisième nœud, et se maintient sur l'axe principal, tout en présentant souvent des modifications dans les rameaux latéraux.

Dans une note que M. P. Vuillemin a communiquée récemment à la Société botanique de France⁽¹⁾, ce savant botaniste relate un certain nombre d'observations faites par lui en 1897 et en 1894, et après l'examen de diverses *I. Royli* formant un lot de cent soixante-cinq plantes, il constate que huit avaient une feuille plus ou moins bifide au premier cycle ternaire vrai. De plus, il admet que la disposition ternaire des feuilles de l'axe principal dérive de la disposition décussée. Le passage de l'une à l'autre, dit-il, s'effectue au niveau des premières feuilles. Par suite de leur rapide développement, les deux paires inférieures se groupent en un faux verticille quaternaire, mais en même temps la déviation des cotylédons laisse un espace où se logera une des quatre feuilles. Celle-ci, séparée physiologiquement, dit M. Vuillemin, des autres, devient une feuille primordiale, les trois autres restantes fonctionnent comme un verticille ternaire et déterminent l'ordre d'apparition des suivantes sur le même type.

A l'appui de cette théorie, évidemment fort tentante,

(1) Séance de février 1900.

pour expliquer cette singulière disposition des feuilles de *I. Royli*, l'auteur ajoute : « l'une des quatre premières feuilles alternes avec les cotylédons est *constamment privée de bourgeon axillaire*, tandis que les trois autres en sont habituellement munies. Le premier verticille porte donc trois bourgeons. La feuille sans bourgeon est parfois insérée beaucoup plus bas que les autres, ce qui permet de considérer ce dernier fait comme une anomalie, qui, cependant, se reproduit assez fréquemment pour être, en quelque sorte, comme il dit, *prévue par les propriétés de la plante*. »

La *feuille stérile*, dit encore M. Vuillemin, « est donc inférieure aux autres; c'est la première feuille de la plante. Bien qu'elle ne présente pas de différence morphologique notable à l'égard des suivantes, sa *stérilité constante* nous autorise à l'envisager comme une feuille primordiale. Le type ternaire est donc acquis au début du développement, aussi trouvons-nous fréquemment des formes de passage entre le type opposé et le type ternaire. »

Il est certain que les observations faites par M. Vuillemin sont des plus intéressantes, et que la théorie qu'il propose pour expliquer l'établissement du type du verticille ternaire, dès le premier nœud de la tige, est des plus logiques dans les cas qu'il a lui-même examinés.

Les faits anormaux signalés ensuite par M. Vuillemin lui permettaient de dire que « l'exception vient confirmer la règle ». La torsion des cotylédons peut s'exagérer parfois et arriver soit à la juxtaposition des deux cotylédons, soit jusqu'à la gamocotylie. Les cotylédons peuvent être soudés seulement par les pétioles; dans d'autres cas, les limbes se fusionnent, en laissant cependant distinctes les nervures médianes, celles-ci étant fusionnées sur une certaine longueur.

Cette anomalie est fréquente, d'après M. Vuillemin, et poussant à l'extrême la déviation qui, modérée, avait provoqué l'apparition du type verticillé ternaire, elle entraîne des conséquences toutes différentes. Dans ce cas, la feuille

primordiale devance de beaucoup les autres pour former une première paire avec le cotylédon unique. Le nœud suivant porte alors dans ce cas des feuilles opposées⁽¹⁾.

En résumé, M. Vuillemin admet que sur l'axe principal de *I. glanduligera*, la disposition des feuilles est telle que les verticilles ternaires sont, dans la majorité des cas, précédés d'un verticille de quatre feuilles qui sépare les cotylédons des premiers verticilles à trois feuilles. Il admet également que les quatre feuilles du premier nœud au-dessus de l'axe hypocotylé s'insèrent presque toujours au même niveau. Pourtant, ajoute-t-il, la paire alternant avec les cotylédons recouvre l'autre et s'insère un peu plus bas. Un changement phyllotaxique aussi brusque ne doit pas manquer d'étonner, et M. Vuillemin, en cherchant, par un examen attentif de diverses plantes, à fournir une explication rationnelle de ce fait, a montré tout l'intérêt qui est attaché à ces dispositions si différentes des feuilles, chez les diverses espèces d'*Impatiens*.

Les explications données ci-dessus et rapportées au long dans la note de la Société botanique sont des plus ingénieuses, et les conclusions de M. Vuillemin, que j'ai rappelées, seraient admissibles, si toutes les jeunes plantules de *I. glanduligera* étaient ainsi conformées.

Mais, la plupart des cas examinés par l'auteur de cette théorie sont des cas anormaux. Il est vrai, comme dit M. Vuillemin, qu'ici encore l'exception vient confirmer la règle; mais il y a lieu de faire à ce sujet les restrictions suivantes, qui résultent de nombreuses observations faites depuis tantôt cinq ans, et sur des milliers de plantes.

Les conditions physiologiques pouvant être de quelque importance, dans la disposition des feuilles sur les divers exemplaires examinés, qu'il me soit permis de rappeler que les plantes étudiées par moi se sont trouvées dans des conditions variables: les unes semées dans un terrain bien

(1) *Loc. cit.*

fumé, exposées au soleil levant et fréquemment arrosées, les autres placées plus à l'ombre, dans un terrain relativement peu riche en engrais; les autres, enfin, dans des rocailles, où les graines se resemaient d'elles-mêmes et donnaient des plantes assez robustes cependant.

Ces observations me paraissent devoir être données pour montrer que les échantillons de *I. Royli* que j'ai examinés étaient dans un état normal de culture, variable, comme on le voit; et, à part quelques anomalies, je puis dire que toutes les plantes se sont comportées de la même façon. Parmi ces anomalies, je citerai: déviation des cotylédons, gamocotylie partielle, ou poussée même jusqu'à la suture complète des bords des cotylédons entre eux. Ces anomalies ont déjà été citées et vues par M. Vuillemin. Ceci dit, voici les résultats des observations qui avaient été faites avant la publication de M. Vuillemin et qui ont été reprises à nouveau pendant les mois d'avril et mai derniers :

1° Les quatre feuilles du faux verticille inférieur apparent de *I. Royli* sont assez souvent insérées un peu plus bas les unes que les autres, elles paraissent former deux paires, à peine séparées l'une de l'autre dans le jeune âge de l'appareil végétatif. On sait que cette même observation peut être faite pour la première paire de feuilles chez *I. Noli-tangere*.

2° Lorsqu'on examine une très jeune plante, alors que les cotylédons sont déjà très développés, que les feuilles sont encore petites, l'une de ces feuilles paraît être logée dans l'espace compris entre les deux cotylédons, mais cela parce que l'entre-nœud n'est pas développé; dès que celui-ci se développe et s'accroît, on voit nettement les quatre feuilles des deux premières paires se placer en une croix dont la branche inférieure passerait par le milieu des cotylédons, et dont l'autre lui serait perpendiculaire: deux des feuilles étant par conséquent logées dans l'espace laissé libre entre les deux cotylédons.

3° Chacune des quatre feuilles, ou, si l'on préfère, les deux feuilles de chacun des deux verticilles très rapprochés,

portent un bourgeon adventif qui se développe presque toujours, et devient parfois un rameau assez fort. La figure 1 de la planche II, qui est une reproduction photographique d'une jeune plantule déjà développée et ayant au moins quatre verticilles à feuilles ternaires sur les nœuds supérieurs, ne laisse aucun doute à ce sujet.

4° Parfois quelques-uns des bourgeons axillaires ne se développent pas, ou bien restent rudimentaires ; quelquefois même, après avoir été nettement visibles, ils se dessèchent et disparaissent.

Ces bourgeons avortés peuvent aussi bien appartenir à l'une ou à l'autre des feuilles, aussi bien à celles qui sont superposées aux cotylédons qu'aux deux autres. Les cotylédons eux-mêmes portent presque toujours des rameaux axillaires qui souvent avortent et tombent dès que les cotylédons disparaissent.

5° Fréquemment, surtout chez les plantes qui se trouvent dans un terrain peu riche, et qui ne réalisent pas les conditions complètes, nécessaires pour fournir une belle végétation, les bourgeons axillaires des quatre feuilles du verticille apparent ne se développent pas tous ou même pas du tout. Il n'est pas rare de voir les quatre feuilles stériles, mais, dans tous les cas observés, j'ai pu constater que lorsque un ou deux bourgeons axillaires existent, ils peuvent être placés à l'aiselle de l'une ou l'autre feuille quelconque. La *stérilité constante* d'une feuille spéciale signalée par M. Vuillemin n'existe que dans des conditions anormales, où, sans doute, se trouvaient les plantes examinées, et qui doivent, en effet, être considérées comme assez particulières, puisque près de 5 p. 100 présentaient des feuilles bifides, des cotylédons soudés, etc..., faits anormaux qui cependant présentent grand intérêt, et qu'il était fort intéressant de signaler.

La phrase suivante de M. Vuillemin est à citer encore : « Les conditions mécaniques provoquées par la torsion des cotylédons entraînent la dissociation de la première paire de feuilles. L'une de ces feuilles est annexée à la paire sui-

vante pour former un faux verticille ternaire, l'autre, exclue du nouvel arrangement, n'est plus qu'un vestige de la disposition décussée des ancêtres de l'espèce. Sa *stérilité* est d'autant plus remarquable que les cotylédons eux-mêmes portent un bourgeon axillaire. Le faux verticille ternaire influe sur l'apparition des feuilles suivantes comme le ferait un vrai verticille de même valeur. Les rudiments se forment dans les intervalles laissés libres, le type ternaire est définitivement établi dans toute sa pureté⁽¹⁾. »

Il est certain que si chez toutes les espèces d'*Impatiens* la disposition des feuilles était telle que M. Vuillemin l'a vue dans ces cas particuliers, on pourrait voir dans cet arrangement des feuilles quelques-uns des caractères ancestraux chez les diverses espèces d'*Impatiens* et admettre que la disposition décussée primitive a fait place à la disposition ternaire. Mais on sait que la disposition des feuilles sur les divers appareils végétatifs des *Impatiens* est variable, très variable même, et que les premières feuilles sont, dans beaucoup de cas, disposées spécialement, suivant chaque espèce. Ce n'est, en effet, qu'à la quatrième, quelquefois même à la huitième feuille, que l'on peut suivre l'ordre régulier de l'insertion foliaire ; et encore, cet ordre n'existe-t-il même pas chez *I. Balsamina*, où il est variable d'un point à un autre de la tige.

Non seulement mes observations au sujet des espèces non étudiées auparavant le démontrent, mais aussi les observations faites par les botanistes qui ont étudié cette question antérieurement : Beyse, Hermann, Lestiboudois, Reinke, etc.

Ce qu'il est permis d'affirmer en tout cas au sujet des caractères héréditaires que les Balsaminées ont pu garder d'un type unique primitif, c'est que ceux-ci sont singulièrement modifiés et, si dans l'ensemble de la morphologie de la fleur, les caractères du genre Balsamine se sont nettement

(1) *Société botanique de France*, t. VII, 9 février 1900, p. 72.

maintenus, il n'en est pas moins vrai que les caractères de l'embryon lui-même et ceux de l'appareil végétatif qui résultent de son développement sont très variables. Constater ce fait est facile, l'expliquer est plus difficile (1).

(1) Si l'on invoque des caractères ancestraux pour expliquer la disposition ternaire admise par tous, des feuilles verticillées, à partir du troisième nœud de la tige jus qu'au sommet de l'appareil végétatif de *I. Royli*, quels caractères héréditaires cherchera-t-on à invoquer, pour expliquer l'absence de racine primaire, dans l'embryon de *I. Nolintangere*, et la disposition toujours alterne des feuilles chez cette espèce, et d'autres espèces du même genre ? Quels caractères héréditaires pourra-t-on citer également qui permettront d'expliquer la formation de racines latérales en nombre variable dans l'embryon, contenu dans la graine, dès la maturité de celle-ci et avant sa germination, ainsi que les modifications assez sensibles des téguments de ces graines qui ont été décrites précédemment ? Quels caractères héréditaires enfin pourra-t-on encore invoquer pour expliquer cette difficulté que l'on rencontre pour obtenir des germinations d'*I. Nolintangere*, alors que toutes les espèces du même genre reprennent, dans des conditions faciles à réaliser, leur vie active ?

Il me paraît qu'il y a, en tous ces phénomènes observés, des caractères d'adaptation spéciaux que la physiologie seule peut étudier après de sérieuses et minutieuses recherches, et que les dispositions que l'anatomie peut relever de tel ou tel organe ne doivent pour le moment qu'être enregistrées et signalées.

Il est certain qu'à plus d'un point de vue, et cette étude de la disposition des feuilles sur la tige le prouve une fois de plus, les recherches anatomiques et embryologiques des types de cette famille sont des plus curieuses, soit que l'on s'occupe des cas normaux, ou des anomalies assez fréquentes qui se présentent chez les diverses espèces, et qui sont, comme on l'a vu par la courte analyse du travail de M. VUILLEMIN, assez répandues.

ANATOMIE DES FEUILLES

La forme des feuilles chez les diverses espèces de Balsamines est variable, de même que leur disposition sur la tige. Précédemment, j'ai donné une rapide description des feuilles cotylédonaire ; c'est donc uniquement des vraies feuilles caulinaires qu'il sera dès maintenant question.

Dans l'ouvrage de Engler et Prantl ⁽¹⁾, Warburg s'exprime ainsi à ce sujet : « Les feuilles sont minces, à nervures pennées ; elles sont parfois recouvertes de poils soyeux et sont très souvent dentées en scie, les dents inférieures sont élargies. Le pétiole présente souvent des appendices remarquables et à sa base on trouve des gibbosités glanduleuses qui correspondent aux dents élargies des feuilles voisines avortées et qui sont considérées comme des nectaires extra-floraux. » Chez une espèce de Hooker, *I. setosa*, on trouve à la base de ces glandes stipulaires des appendices pileux nombreux.

Telle est la description sommaire donnée de ces feuilles. Celles-ci ont cependant été étudiées, dans quelques espèces du moins, et les auteurs, précédemment cités comme s'étant occupés de recherches au sujet des Balsamines, ont décrit quelques caractères de ces feuilles ; nous les retrouverons plus loin. L'étude des gibbosités glanduleuses sera plus spécialement approfondie ; elle présente un grand intérêt, qui n'avait pas échappé d'ailleurs à Røper, qui dit à ce sujet dans son mémoire intitulé : *De floribus et affinitatibus Balsaminearum* (1830) : « *Glandule stipularum locum tenantes mihi omni attentione videntur.* »

Il y a lieu de scinder l'étude de ces feuilles en plusieurs

(1) Ouvrage déjà cité précédemment.

parties, car elle présente un intérêt assez grand encore, à cause des variabilités que nous y rencontrons; et si, quant à la forme extérieure, toutes ces feuilles présentent un « air de famille », il n'en reste pas moins vrai que, quant à la structure histologique, elles varient pas mal. Les appendices portés par les feuilles sont également très différents comme forme.

Cette étude comprendra donc pour chaque feuille : 1° morphologie externe de la feuille, pétiole et limbe avec description macrographique des appendices et des dents foliaires; 2° étude histologique du limbe et des épidermes; 3° étude histologique du pétiole et des appendices du pétiole ou nectaires extra-floraux, ainsi qu'ils ont été appelés.

Morphologie externe de la feuille.

Les feuilles de *I. Balsamina* sont ovales, lancéolées, un peu charnues. Assez longuement pétiolées, elles ont un pétiole charnu, plan convexe, qui forme une nervure médiane saillante allant se terminer à l'extrémité de la feuille, qui est mucronée. Ces feuilles sont glabres, bordées de dents qui sont très développées. Ces dents, dont la base est assez large, se terminent assez brusquement en une pointe courte, aiguë. Vers la partie inférieure, le limbe se prolonge un peu sur le pétiole, qui paraît parfois légèrement ailé. Souvent les dents de la base du limbe portent une petite masse arrondie qui, devenant parfois plus grande que les dents du pourtour du limbe, se replie un peu en dessous de celui-ci, ainsi que l'indiquent les figures 1, 2, 3, 4, planche V. Sur le pétiole, des appendices nombreux parfois sont situés sur les côtés. Ces appendices, repliés également vers la face inférieure de la feuille, n'existent pas sur toutes les feuilles de Balsamines cultivées; on les trouve généralement bien développés sur les feuilles du sommet de la tige où ils paraissent turgescents et plus volumineux. Ces appendices ont la

forme d'un petit cône à base libre, le sommet formant le pédoncule étant fixé sur le limbe. Une sorte de disque aplati termine ces appendices, qui sont représentés planche V, figures 1, 2, 3 et 4. Ils sont souvent fortement colorés en rouge ou jaunâtre et sont charnus dans leur jeune âge. En vieillissant, ils deviennent bruns, se dessèchent, se durcissent et deviennent très cassants.

Les nervures secondaires, qui se détachent de la nervure principale, font avec celle-ci un angle aigu ; elles se ramifient à leur tour en nervures de troisième ordre qui s'anastomosent entre elles et envoient dans tous les cas, toujours, des ramifications plus ou moins volumineuses dans les dents du bord du limbe, dans le mucron terminal de la feuille et dans les appendices latéraux de la base du pétiole.

Les feuilles de *I. Noli-tangere* sont loin de ressembler à celles de l'espèce précédente : d'abord, celles-ci sont toujours d'un vert très clair, alors que les précédentes sont d'un vert foncé. De plus, elles ne sont pas charnues, mais toujours très minces. Elles sont régulièrement ovales, à limbe crénelé fortement, bordé de grosses dents en scie, terminé par un mucron très visible. Les dents de la partie supérieure du limbe sont éloignées du mucron terminal. Au fur et à mesure que ces dents se rapprochent de la base de la feuille, elles se rapprochent aussi les unes des autres. Sur le limbe très peu épais, le pétiole fait peu saillie à la face supérieure ; il est beaucoup plus apparent à la face inférieure, où il proémine un peu, ainsi que les nervures secondaires.

À la base du pétiole, il n'y a pas de prolongement du limbe ; celui-ci cessant brusquement, son bord fait avec le pétiole un angle obtus chez les feuilles jeunes, aigu chez les feuilles âgées, et les dents qu'il porte en cet endroit paraissent très aiguës et détachées du limbe.

Aucun prolongement ailé n'existe sur le pétiole, qui est assez long et qui ne porte non plus à sa base aucun appendice. Ce pétiole est toujours glabre, plan convexe, avec tendance à la biconvexité à sa base. Il est souvent creux, et

cela presque jusqu'au sommet de la nervure principale. Les nervures secondaires auxquelles cette nervure principale donne naissance se détachent en faisant un angle d'environ 50° à 55°, s'incurvent alors en se dirigeant vers les bords de la feuille ; elles se bifurquent, donnent naissance à de nombreuses nervures de troisième et quatrième ordre qui s'anastomosent entre elles, forment un réseau assez compliqué représentant comme toujours le tissu conducteur de la feuille. Dans tous les cas, de ce réseau conducteur se détachent dans le voisinage des dents de la feuille, des rameaux assez gros du système conducteur qui viennent se terminer (comme on le verra en faisant l'étude histologique de ces organes) dans la pointe même de chaque dent foliaire. Les petites nervilles sorties des nervures plus importantes de deuxième et troisième ordre se terminent brusquement dans le parenchyme de la feuille et ne contribuent pas peu, par leur trajet dans le parenchyme, à compliquer l'ensemble de la nervation de la feuille.

Les feuilles d'*I. parviflora* sont aussi ovales ; mais, à la base de la feuille et à sa partie supérieure, elles se terminent par une région assez aiguë qui les ferait plutôt compter dans la catégorie des feuilles dites acuto-ovales de Behrens⁽¹⁾. Elles sont longuement pétiolées : des feuilles qui atteignent cinq à sept centimètres ont un pétiole de trois centimètres à peu près. Le limbe est fortement denté. Chaque dent, sur le milieu de ce limbe, présente à sa partie inférieure un côté fortement courbé et allongé, alors qu'à la partie supérieure le bord qui constitue la dent est court et quitte le limbe en faisant un angle presque droit. C'est à l'extrémité de ces petits segments que se trouvent les pointes qui surmontent les dents de la feuille. Vers la base du limbe, ces dents sont bien plus accentuées encore, et, alors que sur les côtés, à la partie supérieure et moyenne de la feuille, les dents sont simplement pointues, à la base

(1) BEHRENS. Voir HÉRAIL, *Traité de Botanique*, 1890.

elles sont au contraire émoussées et paraissent se terminer par une masse sphérique très petite. (Voir pl. V, fig. 13.) Ces dents, par suite de la réduction des entailles en scie du limbe de la feuille en cette région, paraissent être insérées directement sur le bord du limbe devenu lisse. Le pétiole, par suite du prolongement du limbe sur les côtés, est très légèrement ailé. Fréquemment, il porte sur ses flancs et presque jusqu'à son point d'insertion sur la tige, des prolongements qui, s'atténuant vers la base, sont assez développés au sommet. A son point d'insertion, le pétiole porte de chaque côté deux appendices (qui manquent chez les espèces décrites jusqu'alors) qui ont été déjà signalés autrefois. Reinke ⁽¹⁾ considère ces appendices comme des dents de la feuille transformées en de singulières tubérosités à longues tiges situées à la base du pétiole. Ces deux grandes tubérosités, qui ont la forme de massues, sont placées à la base des *Nebenblätter*. Ces deux appendices latéraux, dont on voit la reproduction planche VI, figures 4, 5 et 6, atteignent deux millimètres au maximum, sont très souvent beaucoup plus petits. Terminés en une masse sphérique ou ovoïde, ils sont symétriques et portés par un pédoncule très court.

La nervation de la feuille de *I. parviflora* ne présente rien de bien particulier. La nervure principale unique donne des nervures de deuxième et troisième ordre, les nervures de deuxième ordre s'anastomosent dans le voisinage du bord du limbe et envoient des prolongements qui se dirigent vers la pointe des dents de la feuille où elles se terminent.

Un réseau assez compliqué de nervures de troisième ordre occupe le milieu de la lame du mésophylle.

C'est sans contredit chez *I. Royli* que l'on trouve les feuilles les plus développées, elles atteignent souvent plus de vingt centimètres de longueur, sur quatre à cinq dans

(1) REINKE, in *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* von J. Pringsheim. B. 10. — *Die Blattzähne als Secretionsorgane und die Nectarien der Laubblätter*, in *Jahresbericht Botanik* 1875.

leur plus grande largeur. Elles sont longuement pétiolées à l'état adulte; la nervure médiane biconvexe est fortement saillante, surtout à la face inférieure; elle se termine dans la pointe aiguë et longue qui se trouve au sommet du limbe, et donne naissance à un certain nombre de nervures de deuxième ordre. Celles-ci se dirigent, en s'incurvant légèrement, vers les marges de la feuille, et les longent sur un court trajet pour se réunir à de petites nervures de troisième ordre très abondantes. Ces dernières cheminent presque parallèlement les unes aux autres et réunissent presque toujours deux nervures voisines de deuxième ordre. L'examen de la planche VI, figures 1 et 2, permettra de comprendre cette disposition. Souvent aussi ces nervures sont anastomosées, elles envoient des prolongements très ténus dans différentes directions, et entre autres dans les dents du bord du limbe. Ces dents en scie sont très aiguës. Vers l'extrémité, et sur les bords latéraux, ces dents nombreuses se terminent en pointe; vers la base du limbe, elles sont plus arrondies, se terminent parfois en une masse de forme ovoïde, portée par un petit pédoncule.

Sur les feuilles jeunes ces dents sont repliées; sur les feuilles à l'état adulte, elles sont souvent desséchées. Au point où le limbe, s'amincissant, se continue sur le pétiole, ainsi que cela existe chez *I. parviflora*, les dents deviennent de plus en plus volumineuses, sphériques, de sorte que le pétiole légèrement ailé paraît recouvert sur ses flancs par six, huit, quelquefois jusqu'à douze petites verrues pédonculées brièvement, colorées en rouge. A la base du pétiole, de chaque côté de son point d'insertion sur la tige, se trouvent deux gros appendices en forme de pilon (ainsi que Beyse et Reinke les ont appelés) qui sont turgescents, surtout chez les feuilles d'âge moyen. Ces deux appendices, qui ont parfois cinq millimètres de long et plus et un pédoncule assez grêle à la base, sont fortement capités au sommet. A la loupe, on voit que la portion supérieure de cet appendice présente une région circulaire de petite taille,

colorée différemment du reste de l'organe et qui a été représentée fortement grossie planche VIII, figures 1, 2, 3 et 4. La planche VI, figure 2, montre l'ensemble du limbe de la feuille, du pétiole, des appendices stipulaires de sa base et des glandes pédicellées du pétiole. Les figures 1 et 2 de la planche VIII montrent les rapports des appendices avec les pétioles. La figure 1 de la planche VIII montre la section d'un nœud de la tige coupée au-dessous de l'insertion des feuilles, et sur laquelle on voit la carène parenchymateuse lamellaire qui joint la base de chaque feuille voisine. La figure 2 représente la section du même nœud faite au-dessus, au niveau du point d'insertion des pétioles. On voit, à l'aisselle de chacun des trois pétioles, les trois pédoncules floraux (pf) qui y prennent insertion. Au milieu de la carène qui joint la base de deux feuilles voisines se trouve un petit appendice plus ou moins aigu, et terminé par une petite proéminence sphérique qui est semblable aux appendices du pétiole, ou aux dents inférieures du limbe de la feuille.

Les feuilles de *I. tricornis* ou *I. scabrida* diffèrent des précédentes en ce que les dents foliaires les plus basses sont transformées en de petites nodosités ovales ou pédiculées. Cette feuille de *I. scabrida* est largement ovale, elle est surmontée par une pointe large à la base et obtuse au sommet. Un mucron la termine. Les dents latérales, assez semblables à celles de *I. parviflora*, se différencient vers la base de la feuille, et ne sont apparentes que comme des points rougeâtres accolés au limbe. Celui-ci descend le long du pétiole relativement court, et forme de chaque côté deux ailes membraneuses peu apparentes. A la base de ce pétiole existent des organes glandulaires, mais ceux-ci diffèrent considérablement, comme forme, de ceux qui ont été décrits jusqu'alors : ils ne sont pas pédonculés, mais au contraire sont insérés par une large base sur la tige.

Très rarement même, ces organes de la base du pétiole sont doubles, presque toujours on ne trouve à ce pétiole qu'une sorte d'oreillette, en forme de coquille charnue plus

ou moins triangulaire, renflée à sa base, large, insérée à la fois sur la tige et sur le pétiole; elle se termine par une pointe charnue courbée en dessous.

Les figures 8, 9, 10 de la planche VI, et les figures 9 et 10 de la planche VIII donneront, plus qu'une description, aussi complète soit-elle, l'idée exacte que l'on doit se faire de ces appendices. Comme on le voit ici, ils sont très différents, comme forme, de ceux des espèces voisines, sont isolés d'un côté du pétiole, alors que chez les autres espèces où ils existent, ils sont toujours au nombre de deux et symétriques. C'est là un caractère à retenir encore de différenciation, entre espèces voisines.

Reinke a observé à côté de cette gibbosité charnue en forme de rein, et en-dessous, des formations plus petites du même genre. Ces formations, dont j'ai également constaté la présence sur certaines feuilles seulement, rappellent par leur forme les petites tubérosités colorées qui occupent le sommet des dents de la base de la lame foliaire. On en aperçoit quelques-unes, mais, je l'avoue, très difficilement, sur la figure 9 de la planche VI qui représente une photographie d'après nature d'une de ces feuilles. Je les ai représentées en les exagérant un peu, et en les grossissant beaucoup sur le pétiole de la feuille, figure 10, planche VIII.

L'*I. longicornu*, dont les feuilles ont été décrites succinctement comme appartenant à *I. leptoceras*, par Hermann, sont assez semblables à celles de *I. scabrida*: elles ont un pétiole court, sont ovales, dentées. La feuille présente assez fréquemment, ainsi que le pétiole, des stries rougeâtres, son extrémité est terminée par une pointe aiguë. Les bords du limbe portent des petites pointes qui diminuent vers la base de la feuille, et le pétiole est très légèrement ailé.

La surface des feuilles, d'un vert foncé, est ondulée légèrement, de même d'ailleurs que chez l'espèce précédente. Cette feuille porte des appendices pileux visibles à l'œil nu, qui la rendent même assez soyeuse. La nervure médiane assez proéminente a ses nervures secondaires pennées qui

donnent des ramifications de troisième ordre comme chez les espèces précédemment décrites. A la base du pétiole se trouvent deux stipules en forme d'oreilles symétriques et semblables à la stipule unique décrite chez *I. scabrida*. Il n'est pas rare cependant de voir chez *I. longicornu* une de ces stipules glandulaires fortement colorée en rouge pourpre velouté, un peu atrophiée et réduite à une petite carène peu saillante. De l'appendice gauche, le plus développé, généralement, une arête vive formée par un prolongement du limbe de la feuille, se continuant comme on sait sur le pétiole, court le long de la tige et va rejoindre, sur le côté droit, la base de la feuille la plus proche.

La tige a, par suite de la présence de ces carènes, tendance à paraître légèrement ailée. La figure 14 de la planche V montre les lobes et la feuille entière de cette espèce.

Chez *I. Sultani*, et chez *I. auricoma*, les feuilles ont même aspect extérieur. Longuement pétiolées, ainsi que l'a dit Hermann chez *I. Sultani*, les feuilles de *I. auricoma*, aussi bien que celles de l'espèce étudiée par le botaniste de Freiburg, ont une préfoliation révolutée. A l'état adulte, elles sont oblongues, ovales, terminées par une pointe aiguë. Vers la région inférieure, le limbe s'atténue insensiblement et se continue sur les bords du pétiole jusque près de la base de celui-ci. Les bords du limbe sont crénelés, dentés; les dents de la feuille paraissent vers le bas un peu plus charnues que dans la partie moyenne; chez les feuilles jeunes, elles sont appliquées étroitement sur les bords de la feuille; mais, chez les feuilles adultes, elles font saillie au dehors et sont assez distinctes les unes des autres. Dans la portion inférieure, le limbe n'est plus crénelé, mais porte quatre dents plus volumineuses que celles du limbe étalé. Ces dents, assez grandes, pointues, droites, sont de couleur blanc verdâtre, ont parfois un petit renflement brunâtre à leur extrémité; elles sont de courte durée, elles n'existent en effet et ne sont bien visibles que sur les feuilles jeunes. Elles se flétrissent vite et se colorent en brun avant de se dessé-

cher. Elles doivent évidemment correspondre aux organes décrits plus haut, situés à la base des pétioles des espèces *I. parviflora*, *Royli*, *scabrida*, etc., mais, ici aussi, elles sont excessivement réduites et de courte durée. Les nervures dans ces feuilles sont relativement peu apparentes à cause de la consistance charnue du mésophylle. Le pétiole plan convexe se continue dans la feuille en donnant une nervure unique à ramifications pennées. Les nervures de second ordre sont seules bien apparentes; les nervures de troisième ordre étant plongées dans la masse charnue du limbe sont visibles seulement par transparence. Ces feuilles ont été figurées planche V, figures 11 et 12, avec leurs petits appendices latéraux à peine visibles. Si on compare aux feuilles que je viens de décrire sommairement celles qui sont figurées dans certains ouvrages botaniques, *I. rivalis* par exemple, figurées par Warburg dans le traité de Engler, on voit que quelques *Impatiens* ont les feuilles toutes radicales, et longuement pétiolées. Presque partout, cependant, les feuilles sont ovales, lancéolées plus ou moins, portent des pointes au bord du limbe et quelquefois de longs appendices à la base du pétiole⁽¹⁾.

En résumé, si, en ce qui concerne la disposition des feuilles sur la tige, on trouve des différences notables, surtout dans la région inférieure de l'appareil végétatif où se forment les feuilles primordiales, on constate dans la forme générale des feuilles une assez grande similitude, mais cependant une variabilité assez importante. Cette variabilité porte surtout sur la présence ou non des appendices de la base du pétiole, leur forme, leur durée. Chez certaines espèces, ces appendices sont toujours très développés, et au nombre de deux, chez d'autres il n'y en a qu'un; chez d'autres enfin ils existent chez les feuilles jeunes, mais disparaissent bientôt. Quant aux organes glandulaires qui se

(1) *I. delicatula*, *I. salicifolia*, *I. Humblotiana*, *I. fimbriata*, *I. Janthina*, *I. pulcherrima*, etc., que j'ai pu voir à l'herbier du Museum, semblent avoir toutes des feuilles semblables à l'un ou l'autre des types foliaires décrits ci-dessus.

trouvent sur les flancs du pétiole, ils sont parfois variables aussi dans leur forme, dans leur situation : quelquefois situés sur le limbe large, ils sont disposés d'autres fois sur les bords du pétiole, souvent aussi sur les *tiges jeunes*, dans le voisinage du sommet des rameaux, surtout près des inflorescences (*I. parviflora*).

L'*I. Noli-tangere*, l'espèce rustique par excellence de notre région, n'a *aucun* de ces appendices; il n'est pas sans intérêt de constater ce fait. De plus, les dents de ses feuilles ne sont jamais capitées, elles sont seulement un peu plus longues dans la partie inférieure du limbe qu'à son sommet.

Étude histologique du limbe foliaire et des épidermes.

Une certaine analogie de structure est à signaler dans les caractères histologiques que l'on peut tirer des organes foliaires des diverses espèces de Balsamines, mais pourtant, dans la description qui va suivre, on verra encore une série de variations assez importantes, montrant une variabilité, intéressant surtout la région externe des organes, c'est-à-dire les épidermes qui parfois sont simples, et sans formations pileuses, et qui, chez quelques espèces, présentent des poils très développés.

Je décrirai d'abord, dans ses grandes lignes, l'ensemble des caractères communs trouvés chez toutes les espèces étudiées pour la structure du pétiole et du limbe, puis je donnerai avec détails les caractères différentiels des diverses feuilles.

Hermann⁽¹⁾, qui avait comparé quelques feuilles de Balsamines entre elles, admet déjà qu'il y avait quelques différences, mais il ne dit pas lesquelles. Reinke⁽¹⁾ ne s'occupe guère que de la structure des appendices du pétiole là où

(1) Ouvrages déjà cités antérieurement.

ils existent, et Beyse⁽¹⁾ consacre trois pages (223 à 226) à la description de l'épiderme et du tissu fondamental de la feuille pour les trois espèces qu'il a étudiées. Ses observations fort complètes sont à retenir; j'aurai souvent occasion d'y revenir dans le cours des descriptions données ci-dessous, intéressant surtout les espèces que cet auteur n'a pas étudiées.

L'épiderme supérieur est toujours formé par un seul rang de cellules, celles-ci ont des contours sinueux chez *I. Balsamina*, *Royli*, *scabrida*, *longicornu*; il est au contraire formé de cellules à parois droites, anguleuses parfois même, ou légèrement sinueuses en tout cas, chez *I. Sultani*, *auricoma* et *Noli-tangere*. Au niveau des nervures, les cellules s'allongent très fortement dans le sens de cette nervure et présentent des formes rectangulaires, leurs parois devenant plus droites. Cet épiderme supérieur porte des stomates chez *I. Balsamina*, *parviflora*, *longicornu* et *scabrida*. Chez *I. Royli*, les stomates y existent encore, mais sont peu nombreux à cette face. Chez *I. Noli-tangere*, *Sultani*, *auricoma*, il n'y a point de stomates : c'est là déjà une variabilité assez intéressante à constater.

Dans ses descriptions, Beyse, qui a examiné quelques-unes de ces plantes, dit cependant que chez *I. parviflora* et *I. Noli-tangere* les stomates (p. 225) se trouvent sur les deux faces inférieure et supérieure de la lame foliaire. En ce qui concerne les feuilles de *I. parviflora*, il a raison; mais, pour *I. Noli-tangere*, il y a lieu de constater son erreur. De nombreuses préparations de feuilles ont été examinées, soit en appliquant le procédé de décoloration et examinant ainsi l'ensemble de la feuille aplatie sur la lame et vue directement au microscope, soit en faisant des préparations de lambeaux d'épiderme détachés. Partout, à l'épiderme inférieur chez cette espèce, seule sujette à discus-

(1) Ouvrage déjà cité antérieurement. *Untersuchungen über den anatomischen Bau*, etc... in *Nova Acta Academiæ*. Halle 1881.

sion, puisque Beyse l'a décrite différemment que je ne l'ai vue moi-même, j'ai trouvé des stomates très nets entourés de cellules épidermiques à parois sinueuses. Jamais, au contraire, l'épiderme de la face supérieure de la feuille ne m'a montré ces stomates. Dans la région des petits lobes qui constituent les dents de la feuille et qui ont des stomates aquifères ou des pores, l'épiderme supérieur se modifie légèrement, ainsi qu'on le verra plus loin.

Cet épiderme supérieur présente une autre variabilité encore, chez les diverses espèces de Balsamines : alors qu'il porte des poils dans la région des nervures, et là seulement, chez *I. Balsamina*, il porte des poils très longs et pluri-cellulaires sur toute la surface de la feuille chez *I. scabrida* et *I. longicornu*. Chez les autres espèces, l'épiderme supérieur, aussi bien que l'épiderme inférieur, d'ailleurs, est glabre.

Sous l'épiderme supérieur se trouve toujours un mésophylle bifacial, constitué par un tissu palissadique et un tissu lacuneux ; mais si, en ce qui concerne le contenu de ce tissu fondamental qui constitue le limbe foliaire, on trouve une grande similitude dans les diverses espèces, il est cependant à constater que le nombre des assises qui constituent le tissu palissadique et le tissu lacuneux est encore variable. Au milieu de cellules à chlorophylle abondantes, on trouve toujours dans le limbe des feuilles quelques cellules à mucilage, à tannin, qui sont réparties aussi bien dans le tissu lacuneux inférieur que dans le parenchyme palissadique où elles sont logées sous l'épiderme, dans le voisinage des stomates. De longs éléments cellulaires en forme de tubes allongés, ovoïdes, sont répartis, en effet, çà et là, dans le tissu lacuneux, quelquefois dans le tissu palissadique, et sont remplis d'un mucilage abondant. Leur cavité est occupée par un paquet énorme de raphides allongés et pointus.

Ces cellules spéciales ont déjà été vues et signalées par plusieurs auteurs. Elles correspondent évidemment à celles qui ont été décrites par Hermann comme contenant « une masse fortement réfringente à la lumière ». Ces cellules à

mucilage et à raphides sont presque toujours placées de façon à avoir leur grand axe parallèle à la surface des épidermes, et il est bon de constater qu'elles sont plus abondantes sur les bords de la feuille que dans la région moyenne. Elles abondent dans le voisinage des dents et même dans ces dents, où les nervures viennent se terminer. Quant au tissu palissadique, il contient de nombreux grains de chlorophylle et quelquefois (mais chez certaines espèces seulement) des granulations d'une matière colorante rouge, qui parfois (chez *I. scabrida* entre autres) forment des taches assez larges d'un rouge intense, à la surface de la feuille, sous l'épiderme, et disposées d'ailleurs sans ordre.

Chez les Balsamines à feuilles charnues, le parenchyme en palissade est constitué par deux rangées de cellules prismatiques serrées fortement les unes contre les autres, laissant par places, cependant, des méats volumineux. Ces méats existent surtout dans le voisinage des stomates. Le second rang de cellules en palissade est formé d'éléments moins allongés que ceux du rang immédiatement placé sous l'épiderme. L'*I. Balsamina* est le type le plus net de cette structure, ainsi que *I. auricoma* chez laquelle les cellules du second rang du parenchyme palissadique sont presque arrondies. Dans le tissu palissadique, sous les stomates de l'épiderme, se trouvent de vastes chambres à air, lacunes qui correspondent à ce que, chez d'autres espèces, les botanistes allemands ont désigné sous le nom de *Athemhöhlen*.

Chez les Balsamines à feuilles minces et peu épaisses, dont le type est fourni surtout par *I. Noli-tangere*, le tissu palissadique est réduit à une seule assise. Celle-ci est formée par des cellules presque cylindriques, fortement serrées les unes contre les autres, ne laissant entre elles que des méats très petits. L'absence de stomates à la partie supérieure de cette feuille paraît expliquer d'ailleurs cette structure. Le tissu lacuneux du mésophylle est formé de cellules parfois isodiamétriques qui laissent de vastes chambres à air entre elles; d'autres fois, elles sont rameuses et

constituent un parenchyme lacuneux qui ne présente rien de particulier, outre ce qui a été dit précédemment. L'épiderme inférieur porte toujours de nombreux stomates elliptiques; il est à remarquer que toutes les cellules qui le constituent, chez les espèces étudiées, ont leurs parois sinueuses. Les poils existent à cette face inférieure chez les espèces qui ont été signalées ci-dessus comme en possédant à la face supérieure.

Il ressortait des travaux antérieurs faits au sujet de cette structure histologique des feuilles de Balsamines (étude qui a été consciencieusement faite pour quelques espèces), que la structure anatomique de ces feuilles était approximativement la même chez toutes les espèces ⁽¹⁾. Je viens de montrer que l'épiderme présente des modifications assez importantes qui n'avaient pas été signalées dans les points suivants: présence ou absence de poils épidermiques, présence ou absence de stomates, à une ou aux deux faces.

Beyse, dans l'étude du tissu fondamental et de l'épiderme de la feuille, tout en employant l'expression d'*Impatiens Arten*, n'avait d'ailleurs étudié que trois espèces et il ne signale aucunement la présence des poils qui, d'après lui, n'existent pas. Il y a lieu de faire remarquer aussi que *I. Balsamina* possède des poils articulés pluricellulaires, volumineux même, et cela aux deux épidermes inférieur et supérieur de la feuille, mais au niveau des nervures seulement. D'autre part, les stomates qui, d'après Beyse, doivent exister aux deux faces de la lame foliaire de *I. parviflora* et *I. Noli-tangere*, n'existent qu'à la face inférieure chez cette dernière espèce. Hermann a fait la même remarque à propos de l'épiderme supérieur de *I. Sultani*, qui n'a pas de stomates.

J'ai confirmé ce fait et je l'ai signalé pour *I. auricoma*.

Des seuls caractères histologiques du limbe de la feuille des diverses espèces étudiées et des caractères morphologi-

(1) Voir travaux de BEYSE et de HERMANN déjà cités.

ques tirés des appendices du pétiole, on pourrait arriver à déterminer à quelle espèce on a affaire.

Le tableau suivant résume ces caractères qui montrent les différences qui existent entre ces organes chez des espèces voisines :

Tableau résumant les caractères histologiques du limbe et du pétiole de la feuille des Balsamines.

ESPÈCES.	PÉTIOLE.	ÉPIDERME SUPÉRIEUR.	PARENCHYMES PALISSADIQUE et lacuneux.	ÉPIDERME INFÉRIEUR.
<i>I. Balsamina</i>	Avec appendices glanduleux latéraux nombreux.	Cellules à contours sinueux — stomates — poils sur les nervures.	Paliss. avec deux rangs de cellules assez épais. Mésophylle bifacial.	Cellules à contours sinueux, stomates, poils sur les nervures.
<i>I. Noli-tangere</i>	Pas d'appendices latéraux.	Pas de stomates ; pas de poils. Contours légèrement sinueux.	Un seul rang de cellules palissadiques. Très mince.	Contours sinueux avec stomates. Pas de poils.
<i>I. parviflora</i>	Appendices en petits pilons. Deux plus grands à la base du pétiole.	Contours sinueux avec stomates. Pas de poils.	Un seul rang de cellules palissadiques. Très mince.	Contours sinueux, stomates. Pas de poils.
<i>I. Royli</i>	Appendices en pilons. Deux très volumineux à la base, en massue.	Contours sinueux à stomates peu nombreux. Pas de poils.	Une rangée de grosses cellules palissadiques. Tissu lacuneux à grands méats.	Contours très sinueux, stomates. Pas de poils.
<i>I. scabrida</i>	Un gros appendice en forme de coquille. Très petits appendices latéraux.	Contours sinueux, stomates. Poils pluricellulaires très longs.	Deux rangées de cellules. Tissu assez épais.	Contours sinueux, stomates. Poils pluricellulaires.
<i>I. longicornu</i>	Deux appendices en coquille comme chez <i>I. scabrida</i> .	Contours sinueux, stomates. Poils.	Id.	Contours sinueux, stomates. Poils.
<i>I. Sultani</i>	Appendices pointus peu visibles à la base du pétiole.	Contours très peu sinueux. Pas de stomates ; pas de poils.	Une seule rangée bien nette. Tissu lacuneux et méats.	Contours sinueux, stomates. Poils.
<i>I. auricoma</i>	Petits appendices à peine visibles à la base du pétiole.	Contours sinueux. Pas de stomates ; pas de poils.	Une seule rangée nette, la deuxième à peine (sphérique) développée.	Pas de poils. Stomates, cellules sinueuses.

Structure histologique des dents des bords de la feuille.

Le limbe de toutes les feuilles des Balsaminées est plus ou moins denté et, si la forme extérieure des dents est légèrement variable, ainsi qu'on peut en juger en examinant les planches V et VI représentant quelques feuilles, leur structure histologique est sensiblement la même. Chacune de ces dents porte à son extrémité une petite pointe plus ou moins volumineuse et terminée généralement assez brusquement.

Reinke, dans ses recherches sur l'anatomie des feuilles au point de vue sécréteur, a étudié quelques-uns de ces appendices foliaires des Balsaminées, et Hermann a décrit chez *I. Sultani* les dents de la feuille qui sont différentes, comme structure, des lobes situés à la base du pétiole.

Alors que les lobes situés sur le pétiole peuvent, lorsqu'ils existent, devenir organes glandulaires sécréteurs, les dents de la feuille qui nous intéressent en ce moment ne sont jamais que des organes de sudation.

La pointe de la dent des feuilles est formée toujours par un tissu cellulaire très clair, réfringent même, dont quelques cellules épidermiques sont parfois légèrement développées en petites papilles.

Dans la dent même de *I. Noli-tangere*, qui a fait pour moi l'objet des plus sérieuses recherches, on trouve la terminaison des nervures secondaires très fines et qui ne sont plus représentées que par de fins canaux du tissu vasculaire. Ces petites nervures, qui arrivent ainsi à l'extrémité presque de chaque dent, sont entourées par un tissu parenchymateux très réfringent, recouvert par un épiderme à cellules allongées dans le sens de la nerville. Le tissu conducteur se termine souvent dans le voisinage même de la pointe. Dans ce cas, l'épiderme reste le même, avec ses cellules allongées et recouvrant la surface de la pointe. Quelques-unes des cellules sont, dans ce cas, papilliformes et leur cuticule est légèrement crêtée (pl. V, fig. 6 et 7). Il n'y a pas de stomates

aquifères, comme on pourrait s'y attendre, dans cette région qui ne présente pas de réelle différenciation en un parenchyme aquifère; mais ce que j'ai toujours constaté, c'est que, dans la région extrême, vers la pointe de la dent, se trouvent des paquets nombreux de raphides, existant surtout près du sommet de chacune des pointes. L'épiderme supérieur de celles-ci, qui est formé de cellules à parois sinueuses, mais peu épaissies, ne paraît pas avoir de stomates. L'épiderme inférieur a de nombreux stomates.

Sur les feuilles *âgées*, on voit nettement les pointes des dents de la feuille recouvertes par de vrais pores situés presque à l'extrémité et qui jouent le rôle évident d'organes de sudation. Le simple examen d'une feuille de *I. Noli-tangere*, un matin, permet d'ailleurs de contrôler cette affirmation, qu'indiquent les caractères histologiques: tous les matins, les pointes des dents de cette Balsamine, placée dans des conditions physiologiques convenables, laissent exsuder une gouttelette assez grosse, liquide, qui reste suspendue à l'extrémité des pointes du limbe foliaire. Beyse dessine, dans son travail déjà cité ⁽¹⁾, un épiderme de la face supérieure d'une dent de la feuille (fig. 15 de Beyse) et montre à la partie terminale de cette dent des cellules allongées sans méats. Vers la partie moyenne, là où l'épiderme redevient formé de cellules légèrement ondulées, sinueuses, il existe des ostioles et des pores bordés par deux, trois ou quatre cellules qui laissent entre elles de larges ouvertures (pl. V, fig. 8, 9 et 10).

Les cellules épidermiques sont, chez cette espèce, légèrement soulevées en forme de papilles, très légèrement accentuées d'ailleurs. Partout, chez les feuilles *âgées*, j'ai constaté la présence de ces pores; mais ceux-ci n'existent réellement que chez les organes *âgés*: dans le jeune âge, en effet, les feuilles ne portent les fentes nécessaires à la sudation que tout à fait à l'extrémité de la pointe.

(1) Voir page 20.

Chez les autres espèces d'*Impatiens*, les dents du limbe de la feuille ont à peu près la même structure. Chez *I. parviflora*, où Reinke les a étudiées spécialement, les cellules, à la pointe des dents, se remplissent d'une substance dense et réfringente. Au milieu du tissu parenchymateux qui les constitue, se trouvent de nombreuses cellules à mucilage et à raphides. Tout à fait à l'extrémité de la dent, surtout à l'extrémité principale de la feuille, j'ai toujours constaté un contenu cellulaire très riche en eau.

Chez *I. glandulifera*, ainsi que Reinke appelle l'*I. Royli*, les pointes de la feuille qui sont rougeâtres, repliées dans leur jeunesse vers l'intérieur, se dessèchent très vite. Quant à la structure histologique de ces pointes, elle est la même que celle des autres espèces. Chez *I. tricornis*, *I. Balsamina*, ainsi que chez *I. Scabrida*, *I. longicornu*, *I. auricoma* et *I. Sultani*, les mêmes pointes aiguës existent aussi et ont même structure; seulement elles sont plus ou moins nombreuses, elles sont toutes terminées par une pointe incolore dont le tissu interne est riche en eau dans le jeune âge, mais qui brunit sur les feuilles âgées, par suite d'une subérification assez rapide des membranes externes. Les figures des planches V et VI permettent de faire facilement une étude comparative de la forme extérieure de ces dents foliaires qui a été décrite d'ailleurs dans le précédent paragraphe. Il est à retenir simplement ceci : alors que les pointes qui terminent les lobes crénelés ou dentés du limbe de la feuille n'ont aucune fonction sécrétrice, les autres appendices situés sur la face latérale présentent une grande analogie avec les lobes de la base du pétiole et jouent souvent le même rôle que ceux-ci au point de vue de la sécrétion.

Avant de terminer cette étude rapide des dents du limbe de la feuille, il est bon de rappeler que dans toutes ces dents se termine, un peu avant l'extrémité de la pointe de la dent, une petite nerville représentant le tissu conducteur constitué par un cordon vasculaire terminé en cul-de-sac.

L'extrémité de ce cul-de-sac est appuyée contre une grande cellule du parenchyme moyen de la dent du limbe.

La nervure médiane de la feuille, qui, comme on le sait, traverse directement le limbe de la base au sommet, se termine dans la pointe médiane de la feuille. Dans le voisinage du sommet du limbe, cette nervure médiane reçoit, chez *I. Noli-tangere*, entre autres, les ramifications des nervures latérales qui ont suivi les bords de la feuille, et qui ont fourni les nervures des divers ordres qui vont se terminer dans les dents du bord de la feuille. C'est cet ensemble qui se termine dans la pointe de la dent médiane du limbe et qui présente à son sommet un tissu aqueux, formé de cellules qui ne constituent pas ici un véritable épithème avec stomates aquifères, mais qui contient, comme les cellules des dents ordinaires latérales du limbe : des paquets de raphides, de mucilage et un protoplasma très aqueux. Ces cellules laissent exsuder d'ailleurs, par des fentes et des pores, des gouttelettes liquides abondantes. Il est à constater que ce liquide exsudé n'est jamais sucré.

Étude histologique du pétiole et des appendices latéraux.

Ce chapitre sera divisé en deux paragraphes. Dans le premier je décrirai la structure du pétiole au point de vue anatomique, en étudiant la disposition de ses faisceaux et de son tissu fondamental; puis, dans un autre paragraphe, j'étudierai la structure anatomique des organes latéraux dont la description générale a été faite dans un paragraphe précédent, et qui peuvent être considérés, dans quelques cas, comme des nectaires extra-floraux.

Pétiole. — Le pétiole des feuilles des *Impatiens* est presque toujours plan convexe ou biconvexe; la plus forte convexité étant toujours placée à la face inférieure de la feuille. L'épiderme, formé par un rang de cellules, présente sur le pétiole les mêmes caractères que sur la nervure, dans

le limbe de la feuille. Dans les espèces pileuses, il porte des poils; dans les autres, il est formé de cellules toutes semblables, allongées généralement dans le sens de la nervure. D'une façon générale, on peut dire que l'épiderme du pétiole présente à ses deux faces les mêmes caractères que l'épiderme des nervures dans la feuille.

Sous cet épiderme, on trouve un tissu fondamental constitué par des cellules à parois fortement épaissies, collenchymateuses, et fortement serrées les unes contre les autres. Elles constituent, par suite de l'épaississement partiel de leurs parois, un tissu de soutien très important qui a été remarqué déjà par Beyse chez les espèces qu'il a étudiées. Sur les bords inférieurs du pétiole, ce collenchyme comprend une, deux, quelquefois trois rangées de cellules arrondies. A sa face supérieure, ses assises sont plus nombreuses, et, partant, plus résistantes. Sous ce premier tissu collenchymateux, on trouve un parenchyme cellulaire mou, formé de cellules isodiamétriques au milieu desquelles est placé l'ensemble du tissu conducteur. Les faisceaux qui constituent ce tissu conducteur sont toujours au nombre de trois; c'est là un caractère qui paraît commun à toutes les feuilles examinées, mais ces trois faisceaux sont variables comme dimension. Généralement disposés en un croissant, ils sont situés de façon à être disposés symétriquement par rapport à un plan; le faisceau le plus petit occupe généralement le centre du croissant, les deux latéraux sont plus gros. (Pl. V, fig. 18.)

Le bois du faisceau central est nettement disposé vers la face supérieure de la nervure, le bois des deux faisceaux latéraux, par suite de la disposition même de ces faisceaux, est latéral; le tissu vasculaire d'un des faisceaux latéraux est placé vis-à-vis du tissu vasculaire de l'autre. Le liber est accolé au bois et en dessous, comme cela existe normalement. Les faisceaux sont donc collatéraux.

Chez toutes les Balsamines, les faisceaux sont séparés dans le pétiole par de larges rayons parenchymateux, met-

tant en communication le tissu fondamental extérieur avec le parenchyme médullaire. Ces espaces se réduisent beaucoup dans la nervure même du limbe de la feuille, où les faisceaux sont assez souvent rapprochés les uns des autres.

Le parenchyme conjonctif médullaire présente quelques modifications suivant les espèces. Alors que chez les espèces dites à feuilles charnues (qui ont également des tiges presque toujours pleines), ce tissu conjonctif est continu et occupe tout l'espace laissé libre dans le pétiole entre les faisceaux et le collenchyme sous-épidermique, on trouve au contraire chez les espèces à feuilles minces et à tiges généralement creuses (sauf dans les entre-nœuds), des espaces intercellulaires, véritables lacunes très grandes, formées au milieu de ce tissu fondamental. Celui-ci étant en partie résorbé (chez *I. Noli-tangere* surtout, quelquefois aussi chez *I. Royli*), laisse au milieu du plan médian du pétiole, par suite de cette résorption, une cavité assez large qui correspond d'ailleurs à la cavité qui existe dans les entre-nœuds de la tige ou des rameaux de second ordre. Cette disposition spéciale du tissu conjonctif médullaire de cette espèce *I. Noli-tangere* résulte évidemment d'une adaptation particulière de son appareil végétatif, qui, comme on le sait, s'acclimate surtout dans des terrains très riches en eau. Cette structure histologique du pétiole, aussi bien que celle de la tige d'ailleurs, avec ses espaces lacuneux, rappelle la structure des plantes aquatiques. Or, on sait que les stations où l'on trouve cette espèce sont toujours excessivement humides.

Le pétiole de la feuille de *I. Sultani*, étudié seulement par Hermann, ne présente que quelques légères différences avec celui des espèces décrites précédemment. Sous le tissu parenchymateux recouvert par l'épiderme, Hermann dit qu'il existe trois faisceaux entourés par un collenchyme externe. Chez *I. auricoma*, l'ensemble des tissus paraît être le même que chez l'espèce précédente, le collenchyme sous-épidermique y est cependant peu développé, les faisceaux sont encore disposés en trois groupes, mais il n'existe pas

de lacune centrale. La tige de cette espèce ne devient creuse que tout à fait dans la période presque finale de l'existence de son appareil végétatif. Le tissu de soutien est réduit ainsi au collenchyme, il n'existe pas de tissu fibreux ; les fibres libériennes font également défaut, comme d'ailleurs c'est le cas chez les *Balsaminées*, d'une façon générale.

Dans toutes les espèces examinées, le parenchyme du pétiole contient seul des cellules à raphides, à mucilage et à chlorophylle. Quelques-unes de ces cellules, surtout celles qui sont situées dans le voisinage des faisceaux, sont très riches en matières amylacées déposées sous forme d'assez gros grains.

Le collenchyme contient rarement des cristaux. Quant au tissu médullaire qui occupe la partie interne du croissant constitué par les trois faisceaux libéro-ligneux, il ne présente pas de différenciation sérieuse, et jamais dans le tissu médullaire des pétioles on ne trouve les vaisseaux isolés de la moelle, qui existe parfois dans les tiges de quelques *Impatiens*.

En résumé, les caractères histologiques des pétioles des feuilles des diverses espèces d'*Impatiens* étudiées ici, présentent une assez grande analogie. La variabilité de structure qui est observée chez d'autres organes de diverses Balsamines, paraît ne pas atteindre sensiblement dans sa structure histologique le pétiole de la feuille, et partant, la nervure médiane elle-même qui lui fait suite ; cependant, il y a lieu de rappeler les différenciations morphologiques de sa base qui sont variables suivant les espèces, et aussi sa tendance à devenir creux dans quelques cas. La destruction partielle ou non du parenchyme conjonctif médullaire du pétiole reste cependant encore un bon caractère distinctif entre les diverses espèces de Balsamines, qui présentent, là encore, une certaine variation, due évidemment à une adaptation au milieu dans lequel elles végètent.

Étude histologique des appendices du pétiole.

— Laissée complètement de côté par Beyse, dans son re-

marquable travail sur l'anatomie de quelques Balsamines, l'étude histologique des appendices du pétiole des feuilles a cependant été entreprise par de nombreux auteurs qui, étudiant divers organes glandulaires, ont eu, en faisant cette étude, à examiner les appendices des Balsamines.

Dans son travail *De Nectariis*⁽¹⁾, un des plus anciens parmi les travaux importants publiés sur cette question, Caspary, en 1848, cite un certain nombre de plantes possédant des nectaires extra-floraux : 1° dans le pétiole ; 2° dans la tige ; 3° dans le limbe de la feuille ; et 4° à la fois dans la tige et sur le limbe de la feuille.

A propos des Balsaminées, voici sommairement le résultat des observations faites : « *Impatiens tricornis* porte une glande comprimée, ovoïde, sur la tige, à la base des pétioles, à droite de ceux-ci ; le flanc inférieur en est nectariifère ; il est plus coloré que le côté supérieur. Quand, dit Caspary, je plaçais dans l'eau, à la maison, des plants de cette espèce, de grosses gouttes de suc doux, comme de l'eau transparente, étaient sécrétées par la face inférieure de ces organes. »

Comme structure histologique, Caspary n'entre pas, et on le comprend facilement, étant donnée la date à laquelle a été fait ce travail, dans de grands détails. Il dit simplement que les cellules de la surface sont irrégulièrement anguleuses, mais cependant sont toutes disposées dans la même direction et sont remplies d'un suc écarlate (*coccineo*). Sous ces cellules superficielles, on trouve d'autres cellules plus grandes, sub-globuleuses, remplies de matériaux glanduleux verdâtres.

A propos des glandes situées dans le limbe de la feuille, Caspary signale entre autres les sommets des dents des feuilles chez trois espèces de Balsamines en ces termes : « *Apices dentium folii ad basim eius in petiolatas, capitulo complanato rotundo instructas glandulas exeunt Balsamine*

(1) *De Nectariis*, Dr ROBERTUS CASPARY. Bonnæ, 1848 (p. 40 et suivantes, *loc. cit.*).

capensis, *hortensis* Desp., *labiata*... » et, un peu plus loin, il ajoute : « *Glandulæ nectariferæ Balsamine capensis, hortensis et labiatæ eodem modo formatæ sunt.* »

Suit une description de ces organes, différenciés, d'ailleurs, en dents de feuilles et en dents capitées qui se trouvent seulement à la base des feuilles et que les fourmis, en plein air, viennent visiter. Sur ces glandes, Caspary n'a pu voir de « nectar », même sur les feuilles jeunes, et pourtant, dit-il, elles rejetaient des grosses gouttes d'un liquide « doux » transparent. Sur les vieilles feuilles, les glandes disparaissent après avoir bruni. Ici, dit encore Caspary, l'épiderme⁽¹⁾ manque. Au sujet des nectaires qui existent à la fois dans la tige et sur le limbe de la feuille, Caspary signale entre autres : *I. glandulifera* et *I. parviflora*, et il dit que les nectaires chez ces deux plantes se ressemblent ; cependant, alors que chez la première espèce, le sommet de l'appareil glandulaire est rouge, chez la deuxième il est vert. Les fourmis, encore, ont été vues par l'auteur, alors qu'elles absorbaient le liquide issu de ces glandes, mais celui-ci était sécrété si parcimonieusement, que l'auteur n'a pu le goûter.

Au point de vue histologique, ces organes sont recouverts, pour Caspary, par des cellules petites, irrégulièrement polygonales, mais presque de même diamètre et sont dispersées dans toutes les directions.

Outre ces organes, Caspary décrit d'autres organes sécréteurs dans les éperons des fleurs ; ils ne nous intéresseront pas ici.

Røper, auparavant, en 1830 (voir note, page 117), avait déjà signalé l'intérêt que ces appendices devaient présenter ; et, Bravais⁽²⁾, en 1842, considérait déjà comme nectaires les glandes qui produisent une substance sucrée sur les pé-

(1) Il faut entendre par le mot *épiderme*, employé ici par l'auteur, son vrai synonyme actuel : *cuticule*. Les explications données dans le travail de Caspary ne laissent aucun doute sur la valeur du mot *épiderme* employé par lui.

(2) BRAVAIS, Sur les Nectaires. (*Annales des sciences naturelles*, 1842.)

tioles de certaines feuilles. Depuis cette époque, il faut arriver en 1875 pour trouver un travail intéressant, au sujet des organes de sécrétion des Balsaminées. C'est à Reinke⁽¹⁾ que l'on doit, en effet, la description sommaire des dents foliaires et des appendices de la base du pétiole chez *I. glandulifera*, *I. tricornis*, *I. Balsamina* et *I. parviflora*.

Ce qui ressort des observations qui paraissent fort bien faites par cet auteur, c'est la *contradiction* qu'il donne à Caspary, relativement aux Balsamines, les seules plantes qui nous intéressent ici.

Reinke dit en effet que « jamais, ni dans les dents foliaires, ni dans les appendices en massues, à aucune période de l'existence de la feuille il n'a vu de sécrétion », et il ajoute en note : « Caspary prétend l'avoir vue ».

La suite du travail de Reinke est consacrée à une description des feuilles et de leur développement, ainsi qu'à la description des appendices de diverses formes qui sont à la base du pétiole. L'étude histologique de ces organes est faite assez complètement par l'auteur pour les espèces qu'il étudie. Le chapitre intéressant spécialement les Balsaminées contient une description, assez rapidement faite, de la structure histologique des appendices de la feuille, mais qui n'est accompagnée d'aucun dessin montrant les rapports des divers tissus entre eux. J'aurai à revenir sur le travail de Reinke pour comparer les glandes de quelques Balsamines à celles d'autres espèces décrites par cet auteur.

M. G. Bonnier⁽²⁾, en 1879, a repris les travaux antérieurs de Caspary et de Reinke, pour ne citer que les auteurs qui ont signalé des glandes chez les Balsaminées, et les observations relatives à ce groupe de plantes peuvent être résumées ainsi (page 58 et 59) : « Par un temps très nectarifère, les fleurs d'*Impatiens glandulifera* peuvent faire suinter vers

(1) REINKE, Beiträge z. Anatomie d. an. Laubblättern, u. vorkomm. Secretionsorgane in Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik von Dr Pringsheim. 1875.

(2) G. BONNIER, Nectaires. (Annales des sciences naturelles, t. VIII, 1879, 6^e série. Paris.)

l'extérieur, sur l'éperon courbé et étroit qui termine la courbure du sépale, une certaine quantité de liquide sucré. J'ai vu alors les abeilles prendre quelquefois le nectar vers l'extérieur. Elles le prennent aussi le plus souvent par l'intérieur du sépale; ainsi elles ont deux manières d'opérer (Kiel). »

Ce suintement du nectar par l'éperon floral, qui a été étudié depuis par Stadler⁽¹⁾, en 1886, est aujourd'hui bien connu. La description de la région nectarifère de cet éperon est bien décrite par cet auteur.

Ce qui résulte aussi des recherches de M. le professeur Bonnier, et qui, au point de vue des appendices qui nous intéressent à propos des Balsamines seules, c'est l'observation suivante (page 66): « Les nectaires floraux et les nectaires extra-floraux sont constitués de même. Ils renferment les mêmes sucres et peuvent émettre un liquide sucré au dehors. »

M. Bonnier signale ensuite la présence de nectaires très développés à la base des stipules (page 98) chez beaucoup d'*Impatiens* (Caspary, Reinke) et il constate la présence du sucre dans *I. parviflora*, et la visite des Hyménoptères chez *I. glandulifera*, faits qui avaient été mis en doute auparavant, comme on l'a vu.

Aux savantes et minutieuses observations faites par M. Bonnier, sur un très grand nombre d'espèces, font suite des conclusions générales qui présentent, au point de vue morphologique et surtout au point de vue physiologique, le plus grand intérêt; mais il est surtout une phrase qui, tout particulièrement, m'a frappé et qui a été pour moi d'un grand poids pour m'engager à reprendre l'étude complète des organes appendiculaires des diverses Balsamines. M. Bonnier conclut, en effet, entre autres conclusions, à celle-ci (page 144): « La structure générale des nectaires

(1) STADLER, *Beiträge z. Kenntniss der Nectarien und der Biologie der Blüten*. Berlin, 1886.

varie considérablement, non seulement dans une même famille, mais dans un même genre, *dans une même espèce.* »

On sait déjà que la forme extérieure des appendices des diverses Balsamines est variable, que même certaines espèces n'ont que de très petits lobes à peine développés, alors que d'autres, au contraire, sont volumineux. Reste actuellement à étudier la structure histologique de ces divers et curieux organes ; à ma connaissance, je ne crois pas que des dessins représentant les sections de ces organes aient jusqu'alors été publiés pour les Balsamines.

Pour cette étude des appendices foliaires, je suivrai l'ordre établi précédemment, en rappelant, chemin faisant, les espèces qui n'ont pas d'appendices à la base du pétiole.

Impatiens Balsamina. — Chez *I. Balsamina*, les appendices ont la forme extérieure qui a été donnée planche V, figures 1, 2, 3, et planche VIII, figure 6 ; le pédoncule est relativement court ; la portion élargie qui lui fait suite est établie en une sorte de coupe. Si on fait une section transversale dans le pétiole de la feuille en ayant soin d'orienter la préparation de façon à ce qu'elle passe par le milieu de l'appendice, on obtient ce qui a été figuré, très fortement grossi, planche VIII, figure 6. Dans le pédoncule, on trouve sous un épiderme, en tout semblable à l'épiderme du pétiole qui a été décrit précédemment, un parenchyme conjonctif formé de cellules à parois minces et légèrement allongées ; ces cellules constituent comme un manchon peu épais enveloppant le tissu conducteur qui occupe le centre du pédoncule.

Ce tissu conducteur est formé par un faisceau libéro-ligneux dont les éléments ligneux surtout sont apparents. Au centre de ce faisceau, un parenchyme conjonctif formé de cellules polygonales constitue un tissu assez serré. Le faisceau libéro-ligneux de l'appendice est en communication directe avec le faisceau latéral du pétiole, auquel il fait suite. Ce faisceau libéro-ligneux ne tarde pas, dans l'intérieur de

l'appendice, à se dissocier, si on peut ainsi s'exprimer : alors qu'au début les divers vaisseaux et tubes criblés qui le constituaient étaient assez serrés en un cordon unique, ceux-ci ont tendance, vers la partie moyenne du pédoncule, à se séparer les uns des autres, entourés qu'ils sont par le parenchyme conjonctif médian qui les enveloppe bientôt, chacun séparément. Le cordon vasculaire primitif unique se sépare ainsi en un certain nombre de petits éléments qui continuent séparément leurs courses et viennent se terminer librement, en doigt de gant, dans la partie moyenne à peu près de l'appendice foliaire, dans la région où celui-ci commence à s'élargir.

Si donc, à ce niveau, on fait une section transversale de l'appendice, on constate qu'il est ainsi formé : l'épiderme constitué par une rangée de cellules porte des poils articulés pluricellulaires ; ses cellules sont cubiques. Les poils épidermiques existent sur tout le pourtour de l'organe en cet endroit.

Sous l'épiderme, le parenchyme conjonctif est formé de cellules riches en mucilage, quelques-unes d'entre elles sont beaucoup plus volumineuses que les autres et contiennent de gros paquets de raphides.

Au milieu de ce tissu à cellules larges, se trouvent les représentants du tissu conducteur, qui sont disposés sans ordre régulier dans le parenchyme, mais qui, cependant, sont logés tous dans le voisinage du tissu qui, formé de cellules polygonales assez serrées, deviendra plus tard le siège d'une évolution assez curieuse.

Tout à fait au sommet des organes latéraux des pétioles d'*I. Balsamina*, on constate toujours une légère dépression. A ce niveau, les cellules épidermiques sont transformées en papilles. Dès que les poils articulés de l'épiderme du pédoncule et de la partie un peu élargie cessent de se développer, on trouve sur cet épiderme des modifications autres. Ainsi que l'indique la figure 6 de la planche VIII, les cellules épidermiques de la région aplatie nectarifère se dé-

veloppent insensiblement en petites papilles plus ou moins développées, qui constituent le velouté spécial que ces appendices foliaires présentent toujours dans le jeune âge. Ces papilles épidermiques, qui se développent très fortement au sommet même du plateau des appendices latéraux du pétiole de la feuille d'*I. Balsamina*, sont assez semblables à celles qui sont figurées planche VII, figure 1 et figure 3, appartenant à *I. scabrida* et désignées sous le nom de papilles foliaires.

Sous l'épiderme de la région aplatie du lobe foliaire, qui constitue la région sécrétrice de l'*I. Balsamina*, se trouve (voir fig. 6, pl. VIII) un tissu parenchymateux formé de cellules à peu près isodiamétriques, riches en eau et constituant un tissu de sécrétion.

Reinke, en décrivant les organes en forme de massue, comme il le dit, de l'*I. Balsamina*, se contentait de dire que ces organes étaient formés d'un parenchyme uniforme, à la périphérie duquel se trouvent des cellules à raphides. Un faisceau vasculaire, ajoute-t-il, se termine avant l'élargissement de l'organe en forme de massue. On voit, par la description qui précède, que ce tissu parenchymateux est loin d'être homogène ou uniforme et que l'épiderme lui-même subit des modifications.

Quant à la sécrétion faite par ces appendices dans leur jeune âge, elle est certainement formée par un liquide sucré. Ces appendices se flétrissent relativement vite et brunissent rapidement; il n'y a aucun doute à avoir cependant au sujet de la présence du sucre dans ces organes dont le liquide sécrété, sous l'action de la liqueur de Fehling, donne nettement la réduction du sel de cuivre. Dire que cette sécrétion se fait à l'extérieur, et que le liquide sucré perle fortement au dehors, serait peut-être exagérer : je n'ai jamais constaté sur les papilles d'*I. Balsamina* qu'une légère viscosité, due sans doute au mucilage et au liquide sucré qui recouvre la surface de ces papilles épidermiques; mais, en tout cas, la présence du sucre dans les tissus jeunes et en pleine activité vitale est absolument évidente.

Impatiens Noli-tangere. — Chez *I. Noli-tangere*, il n'y a aucun organe sécréteur à signaler dans l'appareil végétatif. Les dents de la feuille peuvent émettre un liquide : on sait, par la description qui en a été donnée précédemment, que ces feuilles sont adaptées spécialement pour une exsudation régulière, sans trace de sécrétion sucrée. Il n'y a, d'ailleurs, à la base du pétiole de cette espèce, aucun organe appendiculaire, le pétiole n'est nullement ailé, le limbe se termine brusquement sur ce pétiole.

Le liquide exsudé par les dents de la feuille s'évapore complètement sans laisser aucun résidu ; il paraît être formé d'eau pure qui s'écoule, comme on sait, par les pores situés à l'extrémité des dents foliaires, déjà décrites par Beyse et que l'on verra : figures 8, 9 et 10, planche V.

Impatiens parviflora. — Cette espèce, outre ses dents foliaires, porte de nombreux appendices semblables. Les uns sont situés à la base du pétiole de la feuille, les autres sont situés à la surface même de la tige et des pédoncules floraux, surtout quand ceux-ci sont jeunes.

La structure histologique, aussi bien que la forme extérieure de ces organes, sont identiques. Reinke, qui a examiné ces organes, leur attribue un épiderme à cellules qui, larges à la base, deviennent cubiques vers le sommet. Sous cet épiderme s'étend un tissu fondamental parenchymateux qui, dans la région du sommet de l'appendice arrondi, est formé de petites cellules à protoplasma transparent et très réfringent. Vers la partie inférieure, au contraire, les cellules sont aqueuses et contiennent de la chlorophylle. Dans chacune des masses, il y a un faisceau vasculaire qui se comporte comme le faisceau décrit dans l'espèce précédente. La description exacte donnée par Reinke est applicable aussi bien aux gros appendices de la base du pétiole qu'aux petits appendices de la tige ; seulement, dans ces derniers, le faisceau vasculaire n'existe pas.

Au point de vue histologique, les données de Reinke

sont aussi exactes, mais en ce qui concerne la sécrétion, il commet une erreur en affirmant que jamais, ni dans les dents foliaires, ni dans les appendices en massue, à aucune période de l'existence des feuilles, il n'a vu de sécrétion. On sait déjà que M. Bonnier a signalé la présence du sucre dans cette espèce d'*I. parviflora* (voir page 120); il ne saurait y avoir actuellement aucun doute à ce propos. Les dents du bord de la feuille sont le siège d'une exsudation parfois assez abondante; quant aux appendices qui possèdent en leur masse, à la base, des représentants du tissu conducteur, ils émettent un liquide sucré qui, dans le jeune âge de ces organes, est même abondant. Il ne suinte cependant jamais au dehors. La réduction de la liqueur de Fehling est toujours très nette.

Impatiens Royli. — C'est chez *I. Royli* que les nectaires extra-floraux sont le plus développés. Alors que les dents pointues de la feuille qui sont situées sur le limbe font place, à la base de ce limbe, à des pointes légèrement renflées au sommet, on trouve tout à fait à sa partie inférieure, et surtout sur le pétiole, des appendices capités à long pédoncule, tels qu'ils sont représentés grossis, figures 3 et 4, planche VIII. À l'œil nu, on peut voir au sommet de ces organes une dépression habituellement colorée en rouge pourpre dans le jeune âge. Quant aux deux gros appendices stipulaires de la base du pétiole, ils ont été décrits déjà. La structure histologique de ces organes est la même, et il y a lieu de remarquer que tous ont la valeur de lobes de feuilles plus ou moins développés. Le système conducteur y est représenté, et, suivant le développement plus ou moins grand de l'organe, ce tissu conducteur est plus ou moins important. On trouvera planche VIII, figure 7, une section longitudinale d'un de ces appendices, faite à peu près en son milieu et passant par le sommet, au niveau de la dépression colorée de la partie terminale.

Ici encore, on voit nettement sous l'épiderme qui occupe

les flancs de l'organe et qui n'est pas différencié, un parenchyme conjonctif contenant de la chlorophylle et formé par des cellules allongées polygonales. Au milieu de ces cellules, çà et là isolées dans ce tissu, des cellules plus grandes se différencient; elles ont un contenu réfringent au début, donnant les réactions de coloration du mucilage; plus tard, elles se remplissent de raphides. Presque toujours, ces raphides ont une direction parallèle au grand axe de l'appendice, quelques-uns sont épars au milieu du tissu parenchymateux; ils sont plus abondants vers la partie supérieure voisine de la dépression et plus rares vers la base.

Les faisceaux vasculaires se ramifient, comme on l'a vu déjà précédemment, et viennent se terminer en cul-de-sac, souvent au niveau d'une de ces cellules à raphides. Alors que chez d'autres espèces, les dernières ramifications de vaisseaux viennent se terminer vers le milieu de l'appendice, ici, au contraire, on les retrouve jusque dans le voisinage du sommet, dans la dépression extérieure même où ils viennent se terminer au milieu d'un tissu spécial. Celui-ci est formé par de très petites cellules polygonales, fortement serrées l'une contre l'autre et occupant toute la région de la dépression. La cuticule qui, sur les flancs de l'organe, est assez développée sur les cellules épidermiques, paraît faire défaut ici. Ce tissu, qui est évidemment le tissu où se fait la sécrétion, est vivement coloré; il laisse exsuder un liquide qui à la liqueur de Fehling donne les réactions des matières sucrées. Aucune différenciation de ces cellules en papilles ne se rencontre ici. J'ai, à différentes reprises, examiné, soit sur des coupes fraîches, soit sur des organes entiers, en les comprimant, l'extrémité de ces appendices et jamais l'épiderme de la région terminale n'a montré de stomates. Dans cette région, les cellules périphériques sont polygonales, assez volumineuses et semblables aux cellules sous-jacentes. Elles ont été figurées planche VII, figure 5. Si l'on met au compresseur les appendices foliaires latéraux jeunes, on constate que toujours la première fente de rupture

se fait dans la région la plus riche en eau, c'est-à-dire dans la région de la dépression colorée du sommet. Aussitôt la rupture faite, sortent immédiatement des paquets de raphides logés dans un liquide clair contenant du sucre et de fines granulations chlorophylliennes. Ce liquide est fortement mucilagineux. Par une compression plus forte, on peut détacher le paquet entier de cellules polygonales à granulations rouges; il se présente alors ainsi qu'il est dessiné figure 5, planche VII, vu de face. Autour de ces cellules du sommet, on retrouve le tissu chlorophyllien et les cellules à grandes cavités contenant mucilage et raphides.

Une section transversale faite dans la région presque terminale de ces appendices, intéressant la portion renflée d'un organe encore jeune, montre les détails histologiques figurés planche VII, figure 7. Sous l'épiderme externe, on trouve un parenchyme à cellules polygonales avec raphides et mucilage. Les représentants des faisceaux libéro-ligneux sont disposés, épars, sur les bords internes de ce parenchyme. Au centre, se trouvent de nombreuses petites cellules polygonales au milieu desquelles sont des tubes allongés à raphides. Quelques vaisseaux isolés sont encore épars dans ce tissu et proviennent de la ramification du faisceau primitif. A l'extrémité, les vaisseaux, derniers vestiges de ces faisceaux, sont accolés par deux ou trois, ainsi que je l'ai figuré planche VII, figure 10, chez *I. Royli*.

Quant au contenu des cellules du centre, il subit des modifications et, suivant l'époque à laquelle on l'examine, il paraît être plus ou moins riche en matières sucrées. Ainsi qu'on le verra pour les cellules correspondantes chez *I. scabrida*, il paraît, à un moment donné, subir une sorte de destruction; c'est à ce moment qu'il contient le plus de sucre et que les insectes sont le plus avides de le visiter. Sans aucun doute, ces organes jouent le rôle de nectaires et c'est à ces cellules du centre de l'organe qu'est dévolu le rôle de fournir les matières sucrées.

Il m'a paru intéressant de savoir si ce tissu contenu dans

les appendices de *I. Royli* ressemblait à celui qui a été signalé par Stadler, en 1886, dans l'éperon de la fleur de cette même espèce ⁽¹⁾. Voici rapidement, dans ses grandes lignes, la description que cet auteur a donnée : « Les épidermes supérieur et inférieur de l'éperon ne portent pas de stomates et la cuticule y est excessivement fine. Les corpuscules rouges, bruns, qui existent dans le tissu sous-jacent et même dans cet épiderme, présentent les mêmes caractères que ceux de la matière colorante qui se trouve dans les appendices : décoloration lente dans un mélange de glycérine et alcool ; décoloration rapide dans la potasse. L'acide chlorhydrique dissout la matière colorante. Quant au tissu nectarifère lui-même, il est logé dans le voisinage de fines terminaisons des vaisseaux ; ses cellules ont des parois fines, elles sont polygonales vers la surface et plus arrondies, avec de petits méats intercellulaires, dans les régions plus profondes. Ces cellules contiennent un protoplasma épais à fines granulations. Le liquide sécrété est incolore, à saveur sucrée, et donne les réactions de précipitation d'oxyde de cuivre, quand on le chauffe avec le sulfate de cuivre et la potasse. Il n'y a pas trace d'amidon, mais on y trouve quelques gouttelettes d'huile ou de matières grasses. Les raphides sont nombreux, surtout vers la partie extérieure des petits vaisseaux, et la quantité de ces raphides, dit Stadler, est vraiment surprenante du côté de l'éperon. Pour cet auteur, ce sont les gouttelettes huileuses qui se forment à un moment donné dans le tissu nectarifère qui fourniraient les matériaux nécessaires pour la production du nectar.

Ce rapide résumé des recherches de Stadler permet de faire un rapprochement entre ces deux tissus situés dans des organes bien différents et qui cependant paraissent contribuer au même résultat.

Il est évident que le tissu considéré par Stadler comme *Nectarium Gewebe* a une structure analogue, pour ne pas

(1) Ouvrage déjà cité précédemment, p. 120.

dire absolument identique, à celui qui occupe le sommet des appendices latéraux des feuilles et qui est situé au sommet des terminaisons vasculaires. On verra, chez les espèces décrites suivantes, une autre comparaison possible à faire entre ces tissus et d'autres tissus sucrés.

La constatation précédente ne présente pas moins un réel intérêt. Elle confirme en tout cas les données de M. Bonnier, qui dit, en effet ⁽¹⁾, que « beaucoup de *nectaires extra-floraux* émettent un liquide sucré dont le nectar est recherché par les insectes. Darwin ne l'appelle pas un vrai nectar, mais on aura beau l'appeler faux nectar, il n'en contient pas moins les mêmes sucres que le nectar floral, il n'en sert pas moins de nourriture aux insectes ». Elle confirme aussi une fois de plus cette donnée également émise par l'éminent professeur de la Sorbonne : « L'accumulation des substances sucrées peut occuper, dans les différentes parties de la plante, les situations morphologiques les plus différentes ⁽²⁾. »

Impatiens scabrida, I. longicornu. — Chez *I. scabrida* qui, comme on le sait, n'a souvent qu'un appendice à la base de la feuille, et chez *I. longicornu*, qui en a deux, la structure des nectaires extra-foliaires est la même. Les sections de ces appendices ont été représentées ici sous deux aspects. Dans la figure 8, planche VIII, on trouvera un dessin montrant la structure histologique de l'appendice coupé longitudinalement, le pétiole étant lui-même coupé transversalement. On comprendra facilement cette disposition, si on se rappelle comment les oreillettes, qui constituent ici les nectaires extra-floraux, sont situées par rapport au pétiole et à la tige. Dans la figure 8, planche VII, on trouvera la section transversale de la partie terminale de l'appendice, un peu en dessous, au niveau de la pointe recourbée au sommet de laquelle suinte parfois le liquide

(1) Page 64 du travail sur les Nectaires cité précédemment, p. 119.

(2) Page 144 — — —

nectarifère. La structure de ces organes est à peu près la même que celle des autres appendices de même nature décrits chez les espèces voisines.

L'épiderme de ces formations présente des différences aux deux faces. Alors qu'à la face inférieure, il porte des poils pluri-articulés, semblables à ceux qui ont été décrits sur la nervure des feuilles et qui sont représentés, fortement grossis, figure 1 et figure 2, planche VII, il porte, à d'autres endroits (surtout dans la région située sous la portion repliée de l'organe), des cellules simplement développées en papilles peu élevées. Celles-ci sont assez serrées et, sur une assez grande surface, toutes les cellules épidermiques sont transformées, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en examinant les figures 8 des deux planches VII et VIII. La face supérieure de cet organe est recouverte par un épiderme dont les cellules se transforment souvent en longs poils articulés, pluricellulaires, très résistants, semblables aux poils épidermiques des nervures ordinaires et du limbe de la feuille. Ces poils ont été également représentés, grossis, figure 2 et figure 6 planche VII. La cuticule qui les recouvre est souvent épaisse et plissée.

Sous cet épiderme, on retrouve, ici encore, un parenchyme conjonctif, avec quelques grandes cellules différenciées en tubes et contenant du mucilage et des raphides, au milieu desquels le tissu conducteur forme un cordon assez volumineux qui reste, au centre de l'appendice, sans se diviser, jusque vers le milieu de celui-ci. Ce n'est que dans la partie moyenne de l'organe que les vaisseaux qui le constituent se séparent les uns des autres et, s'étalant, viennent se disperser dans le parenchyme, pour se terminer dans un tissu qui présente des propriétés particulières.

Sur la coupe longitudinale de cet organe (fig. 8, pl. VIII), on voit représentées (à la partie supérieure du dessin représentant cet organe et dans la région déprimée du sommet), les cellules allongées dans le même sens que les vaisseaux et qui constituent la région sécrétrice proprement dite de l'organe.

La cuticule, dans cette partie, est à peine visible ; les cellules paraissent toutes légèrement renflées vers l'extérieur, mais ne sont cependant pas développées en papilles allongées. Vues de face, elles paraissent arrondies, disposées sans ordre, assez lâchement unies entre elles, et ont parfois des parois assez réfringentes. Une pression légère sur ces cellules, dans cette région déprimée, provoque immédiatement une dissociation et la mise en liberté d'un liquide muqueux, sucré, charriant de nombreuses granulations et contenant du sucre et des raphides.

Ce qui caractérise tout spécialement ce tissu, à la partie supérieure des organes appendiculaires des lobes des feuilles chez ces espèces d'*I. scabrida* et *I. longicornu*, c'est la forme même des cellules qui le constituent et leur contenu. Si on examine, en faisant une coupe transversale dans cette région, au moment où la plante est en pleine activité et où la sécrétion se fait bien (ce qui se voit à la turgescence même de l'organe), on constate la présence, au milieu de cet organe, d'un tissu lâche à cellules très réfringentes ; il est entouré par les premiers représentants du tissu vasculaire. Les cellules qui constituent ce tissu central sont arrondies, isodiamétriques, fortement granuleuses. Sur les bords de la cavité qui occupe ainsi le sommet de l'organe et qui est limitée par le parenchyme fondamental périphérique, dans le voisinage duquel se terminent les vaisseaux ligneux (voir pl. VII, fig. 8), il se fait, à un moment donné, une destruction des parois cellulaires. Par suite de cette sorte de dissolution, les cellules, au lieu d'être unies et serrées en tissu, deviennent libres et paraissent plongées dans le liquide qui occupe, à ce moment, la petite cavité ainsi formée.

Les réactions indiquent alors nettement la présence du sucre dans l'organe ; le liquide ainsi formé gagne de proche en proche les cellules épidermiques et perle parfois au dehors. Les cellules à mucilage et à raphides que l'on rencontre dans ce tissu en abondance s'isolent parfois, elles aussi, au milieu du liquide sucré et mucilagineux. Quant aux cellules

dissociées sphériques ou ovoïdes du centre, elles présentent toujours, ainsi que cela est figuré planche VII, figure 9, des parois minces, brillantes ; dans le contenu réfringent qu'elles possèdent, se trouvent quelques granulations, semblables d'ailleurs aux gouttelettes huileuses que Stadler a signalées dans la région nectarifère de l'éperon.

On ne peut s'empêcher, en examinant ces cellules, de les comparer, ainsi que Reinke l'a fait pour d'autres espèces à contenu semblable, aux cellules séparées les unes des autres que l'on rencontre dans le parenchyme de certains fruits sucrés au moment de leur pleine maturité.

La durée de l'activité de ces organes et aussi le temps de la formation de cette sécrétion sont limités. C'est toujours dans les organes jeunes et en pleine activité, au sommet des rameaux floraux, dans le voisinage des extrémités de rameaux, que l'on trouve la sécrétion la plus forte et les organes de la base des feuilles les plus turgescents. Dès que l'organe devient âgé, la sécrétion ne se fait plus : l'organe lui-même se dessèche, se durcit, devient cassant ; par suite d'une subérisation de ses parois cellulaires externes, il brunit et se recroqueville en se desséchant, formant ainsi sur les tiges âgées des petites protubérances noirâtres, semblables à des bourrelets de liège. La même observation a été faite déjà pour *I. Balsamina*. Au contraire, chez *I. Royli*, les appendices correspondants persistent toujours, se développent même, et, sur les vieux rameaux et les vieilles tiges, ils atteignent une assez grande taille ; cependant, il est à remarquer que c'est toujours dans la région supérieure de l'appareil végétatif, par conséquent la plus jeune ou du moins la dernière formée, qu'ils sont le plus actifs, au point de vue de la formation du liquide qui suinte à leur extrémité. Ils n'existent pas, d'ailleurs, à la base des feuilles de la partie inférieure de la tige et ne sont bien apparents que chez les feuilles qui ont à leur aisselle des pédoncules floraux.

Impatiens Sultani. — Chez *I. Sultani*, Hermann re-

connaît que le bord des feuilles est crénelé, porte de petites dents et que celles-ci sont plus grosses vers le bas du pétiole. Il décrit ainsi quatre dents plus grandes que les autres, dressées, blanchâtres, à pointe légèrement renflée, mais qui meurent bientôt en prenant une couleur brune. On verra, sur les figures 11 et 12, planche V, les petits organes auxquels Hermann fait allusion. Ces petits lobes sont des dents de la feuille. Ni à la base du pétiole, ni sur le pétiole lui-même n'existent d'appendices semblables à ceux décrits chez les espèces voisines signalées ci-dessus. La sécrétion faite par ces dents ne doit pas être considérée comme une vraie sécrétion; c'est une sudation aqueuse simplement, semblable à celle de *I. Noli-tangere*.

Il est intéressant de remarquer cependant que cette espèce, de même que *I. auricoma* (qui se comporte exactement de la même façon et n'a elle non plus que des dents des bords du limbe), est construite sur le type de *I. Noli-tangere*. Chez ces espèces, il n'y a jamais de sécrétion sucrée dans l'appareil végétatif (tige et feuilles); les sécrétions se font seulement dans les appareils floraux.

Si on examine les résultats des recherches antérieures faites au sujet des sécrétions analogues chez d'autres végétaux, on constate, chez quelques individus étudiés, des différenciations identiques.

A voir la description des dents et des organes sécréteurs chez *Epilobium Dodonæi* ⁽¹⁾, on ne peut s'empêcher de faire une comparaison entre ces organes et ceux décrits chez les *Impatiens*. Chez cet *Epilobium*, en effet, l'étude de la pointe d'une dent foliaire montre que certaines cellules du sommet sont, à un moment donné, en désorganisation mucilagineuse et produisent une grande quantité de mucilage. Ici encore, quand les feuilles vieillissent, les pointes se brunissent et se dessèchent.

Oenothera stricta ⁽²⁾ présente quelques organes sembla-

(1) (2) Voir travail de REINKE, précédemment cité.

bles. Mais, si l'analogie existe assez bien ici entre les dents de la feuille de certaines *Impatiens* et celles de *Epilobium* et *Enothera*, la même analogie n'existe plus pour les lobes du pétiole de la feuille, soit qu'ils aient la forme de massue, soit qu'ils aient la forme d'oreillette.

Ces saillies en forme de nodosités que Reinke décrit, rappellent, il est vrai, un peu, celles que l'on trouve chez les *Impatiens*, en ce sens que la portion terminale est renflée et que le système conducteur constitue dans l'axe de l'organe un faisceau central qui se ramifie au milieu d'un parenchyme formé de petites cellules au sommet de la pointe. Mais, ici, l'épiderme, qui se continue normal sur toute la surface, porte des stomates aquifères, au moins *un* en tout cas, très volumineux et par où s'écoule le liquide exsudé. Il ne paraît pas y avoir, dans ce cas, de désorganisation cellulaire semblable à celle que l'on connaît chez *I. scabrida*, où cela est évident, lors de la pleine activité de l'appendice foliaire.

Les appendices nectarifères des Balsaminées rentreraient plutôt, du moins quelques-uns d'entre eux, dans la catégorie de ceux que M. Bonnier a décrits chez un certain nombre de plantes, et il est intéressant de faire un rapprochement entre les organes ainsi décrits chez les *Impatiens* et d'autres décrits dans le remarquable travail sur les Nectaires, de M. Bonnier.

La structure de l'appendice glandulaire de *I. Royli*, telle qu'on la connaît actuellement, paraît constituée de façon à confirmer une des conclusions de M. Bonnier⁽¹⁾, à savoir : « Dans le plus grand nombre des cas, les tissus à sucre qui n'émettent jamais de liquide au dehors sont sans stomates ou presque sans stomates ; les assises sous-épidermiques sont alors généralement à parois épaissies. »

Il suffit de se reporter à la description donnée précédemment pour comprendre cette structure du tissu du sommet de l'appendice et de son épiderme à parois épaissies et à contenu granuleux.

(1) Quatrième conclusion générale du travail de M. BONNIER sur les Nectaires. Ouvrage déjà cité. (*Annales des sciences naturelles*. 1879.)

Les appendices de *I. scabrida* et ceux de *I. Balsamina* seraient plutôt comparables, comme tissu, à celui que M. Bonnier décrit dans l'étamine transformée du *Collinsia bicolor* ⁽¹⁾, où, au milieu d'un tissu à cellules polygonales parenchymateuses, se trouvent les représentants des vaisseaux, venant se terminer dans le voisinage du sommet de l'organe; le tout étant ici, comme chez les Balsamines citées ci-dessus, recouvert par un épiderme à cellules transformées en papilles peu élevées et chez lesquelles la cuticule existe à peine.

Cette structure se rapproche également de celle qui a été décrite par M. Bonnier chez des organes semblables et qui a permis à cet auteur d'établir la conclusion suivante: « Dans le plus grand nombre des cas, les tissus à sucre qui émettent un liquide sont munis de stomates, sinon *la cuticule est en général nulle ou presque nulle* sur les cellules épidermiques. » C'est le cas ici. De plus, la dégénérescence qui se fait à l'intérieur de ce tissu fournit une assez grande quantité de liquide chez *I. scabrida*, liquide qui perle souvent au dehors. Sans stomates, la sécrétion peut très bien se faire comme chez *Collinsia bicolor*; sécrétée qu'elle est par les cellules arrondies du tissu parenchymateux, elle exsude au dehors, par l'épiderme papilleux à cellules minces qui, sans stomates, laisse écouler le trop-plein liquide ⁽²⁾.

On est en droit également de comparer les appendices nectarifères extra-floraux des *Impatiens* aux organes décrits par Reinke, sur les feuilles du *Prunus Avium*. Cet auteur a décrit, en effet, les dents de la feuille, qui sécrètent un liquide dans leur jeune âge, et il fait une différence très grande entre ces dents de la feuille et les deux verrues rouges qui se trouvent à la partie supérieure du pétiole. Physiologiquement, ces verrues diffèrent des dents sécrétrices de la feuille; morphologiquement, elles sont équiva-

(1) Figure 41 du travail de M. Bonnier (cité ci-dessus).

(2) *Loc. cit.*

lentes. Ces verrues n'existent en effet que sur les feuilles très développées et elles sécrètent des gouttelettes sucrées, sans mucilage, sans résine. D'après Delpino, elles servent à attirer les fourmis. Or, on sait que les *Impatiens*, à glandes de ce genre, sont constamment visitées par ces animaux qui, parfois très nombreux à l'aisselle des feuilles et surtout sur les rameaux jeunes (chez lesquels la sécrétion est la plus abondante toujours), doivent rendre de grands services au point de vue de la fécondation ou de la défense de la plante contre d'autres parasites plus dangereux.

GRAINE ET FRUIT DES *TROPÆOLUM*

Le fruit des Tropæolées est, comme on sait, un tri-akène. Quelquefois, par suite d'un accroissement considérable d'une portion charnue, il devient une baie (*Tr. pentaphyllum*).

Chaque akène, à la maturité, est entourée par un tissu spongieux peu serré qui, à l'extérieur, forme souvent des crêtes saillantes ou des côtes peu élevées ou des protubérances plus ou moins apparentes.

La graine mûre de la Capucine contient sous ses téguments une amande très lourde, volumineuse, charnue et qui est entièrement constituée par l'embryon très développé. Cet embryon est à peu près droit; ses cotylédons forment la presque totalité de la masse charnue qui porte une radicule cylindro-conique. Une gemmule assez développée est apparente de bonne heure. De plus, les cotylédons, ainsi que l'a déjà décrit autrefois M. Chatin ⁽¹⁾, offrent les deux particularités suivantes: il y a, à la maturité de la graine, dit cet auteur, suture complète des masses cotylédonaires, dès la région moyenne de la graine, et prolongement de chacune des masses cotylédonaires en deux oreillettes assez développées qui constituent, autour de la radicule, quatre proéminences qui entourent l'extrémité de cette dernière, dans la région voisine du hile.

Une section transversale dans la région moyenne de la graine du *Tropæolum* montre la structure schématique figurée planche IX, figure 20. C'est à peine si on peut perce-

(1) A. CHATIN, Mémoires sur la famille des Tropæolées. (*Annales des sciences naturelles*, 4^e série, t. V, 1856.)

voir, sur la section de la graine fraîche, un léger sillon indiquant la surface de suture des deux cotylédons.

Si, au lieu de s'adresser à la région moyenne ou inférieure de la graine, on fait au contraire une section transversale de celle-ci dans la région supérieure, celle où les oreillettes, deux par cotylédons, entourent la radicule, on constate alors que cette radicule est englobée dans quatre masses serrées les unes contre les autres et appliquées étroitement contre le cylindre radiculaire, ainsi que l'indique la figure 21 de la planche IX. C'est grâce à cette disposition spéciale que, lors de la germination, dès que les cotylédons se sont écartés pour laisser passer l'axe de l'embryon, la graine paraît s'entr'ouvrir par une double fente en croix, en quatre valves à travers desquelles la radicule s'allonge aussitôt.

Outre ces diverses particularités signalées chez les Capucines, il en est une autre de plus grande importance encore au point de vue anatomique : c'est la présence, au sommet de la radicule, d'une gaine radiculaire très développée qui forme à l'extrémité de la jeune racine normale un capuchon assez épais et cellulaire.

Si, en effet, on étudie l'embryon développé de la Capucine, et qu'on examine le sommet de la racine primaire jeune, avant les premiers phénomènes de la germination, on constate que cette racine, déjà nettement différenciée dans la graine mûre, possède, outre son cylindre central, son parenchyme cortical et sa coiffe normale, un épais tissu cellulaire de recouvrement dont l'origine m'a paru intéressante à rechercher.

M. Flahault (1), dans son très complet mémoire sur « *l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* », signale la présence de cette gaine radiculaire et décrit ainsi la radicule des *Tropæolum* : La radicule, chez l'embryon du *Tropæolum majus* L., est cachée entre les cotylédons

(1) FLAHAULT, Thèse de doctorat ès sciences. Faculté des sciences de Paris. Série A, n° 409, 1878.

accolés entre eux, avant la germination. Son cylindre central présente, à fort peu de choses près, les mêmes caractères que celui d'*I. Balsamina*. L'écorce est formée d'un petit nombre d'assises irrégulières de cellules, séparées par des méats, jusque tout près du sommet; il n'est pas possible de distinguer les initiales de l'écorce et celles de l'épiderme. Dans la région axiale, les cellules sont disposées en séries verticales en même temps qu'en couches; les initiales de l'écorce et de l'épiderme se confondent en un méristème commun. L'épiderme se différencie de bonne heure dans les parties latérales et forme la coiffe par ses divisions tangentielles.

Les couches de la coiffe, même les plus extérieures, sont plus aplaties qu'elles ne le sont dans la racine développée. Cela, ajoute M. Flahault, ne doit pas nous étonner, car, *la coiffe ne se développe pas librement; l'épiderme de la radicule, au lieu de se continuer directement avec l'épiderme de la tigelle, est recouvert par lui*. Il y a tout autour de la radicule une véritable gaine radiculaire.

M. Flahault compare ensuite cette gaine à celle d'une Monocotylédone, le Maïs, dont elle diffère pour la seule raison suivante: dans le Maïs, c'est elle qui forme la coiffe, dans le *Tropæolum* elle ne la forme pas.

La présence de cette gaine radiculaire est *un fait rare chez les Dicotylédones*; en revanche, quelques Monocotylédones telles que Graminées, Comelynées, Palmiers, etc., ont leurs radicules ainsi entourées d'une gaine, ce qui, dit M. Flahault, démontre *l'origine profonde* de ces organes.

Cette origine profonde, qui est depuis longtemps mise hors de doute pour certaines racines adventives et les radicules, paraît aussi expliquer la présence de la gaine radiculaire dans le cas du *Tropæolum*. A ce sujet encore, M. Flahault dit: « On ne peut pas non plus nier que la radicule soit endogène dans le cas où elle est recouverte d'une gaine radiculaire, mais je crois, ajoute-t-il, *qu'on a trop généralisé et qu'on a étendu à tort, à toutes les racines, les caractères*

qu'on avait reconnus chez beaucoup d'entre elles. » Et, plus loin, M. Flahault dit encore : « Quelques auteurs, guidés par des idées théoriques, ont voulu⁽¹⁾ reconnaître à toutes les racines une origine profonde. Ils ont conclu de ce que la racine naît dans le jeune embryon, au-dessous du point d'attache du suspenseur, qu'elle rentre par là dans la règle générale. » Après quelques observations relatives à la racine des Composées, M. Flahault conclut que : « La racine n'est pas toujours endogène; elle l'est avec évidence dans quelques familles de Monocotylédones⁽²⁾, *elle l'est encore dans la racine de la Capucine*, puisque l'épiderme de la racine est recouvert chez ces plantes par un certain nombre d'assises corticales et par l'épiderme de la tige; mais *ce sont là des faits isolés.* »

Il m'a paru intéressant de suivre, en ce qui concerne cette Capucine, le conseil que M. Flahault paraît indiquer lui-même dans son mémoire, par la phrase suivante : « Il eût été plus sûr, dit-il⁽³⁾, il est vrai, d'étudier la marche du développement de la racine dans l'embryon à partir de la fécondation. Je pense que l'étude approfondie du développement de l'embryon dans quelques espèces bien choisies suffira pour confirmer les points de mes conclusions qui peuvent avoir quelque chose d'hypothétique. »

Or, parmi les faits signalés et fort bien observés par le savant professeur de Montpellier, il en est au moins un qui demande explication. Comme il le dit lui-même, la présence de la gaine racinaire chez la Capucine, l'origine endogène de cette racine sont, chez les Dicotylédones, des faits isolés.

Et, en présence de ces faits d'observation précis, on est en droit de se poser la question suivante : D'où vient cette gaine racinaire de la Capucine? aux dépens de quel tissu s'est-elle formée?

(1) Page 114 du travail de M. FLAHAULT cité déjà.

(2) — 115 — — —

(3) — 18 — — —

Deux explications paraissent, *à priori*, pouvoir être données pour expliquer la présence de cette gaine :

1° Ou bien la racine primaire est née par voie endogène, comme on l'admettait jusqu'ici, aux dépens d'un tissu profond appartenant à l'axe hypocotylé ou à la tigelle; cette racine, constituée normalement par trois groupes d'initiales fournissant les méristèmes du cylindre central, de l'écorce et de la coiffe, pousserait devant elle, en se développant, le tissu de cet axe, qui constituerait ainsi la coiffe surnuméraire externe.

Les phénomènes seraient ici semblables à ceux connus et décrits chez les radicules et certaines racines adventives;

2° Ou bien, la racine principale de la Capucine, au moment de sa formation, se comportant en cela comme celle de l'*I. Noli-tangere* dont on connaît actuellement l'histoire, avorterait complètement. Elle serait alors remplacée par une racine adventive latérale, qui aurait ses initiales dans un tissu profond situé dans le voisinage du sommet de la vraie racine primaire avortée. Cette racine latérale, d'origine profonde, aurait naturellement une gaine radiculaire normale, et comme, dans son développement, elle ne serait gênée en aucune façon par la racine primaire avortée, elle en aurait pris la place, tout en gardant sa structure spéciale au sommet.

Cette structure du sommet de la racine, avec double coiffe, s'expliquerait facilement, si on admettait l'une ou l'autre des hypothèses précitées. Mais ces hypothèses sont purement gratuites, car aucun fait d'observation ne vient jusqu'alors à l'appui de l'une ou l'autre de ces théories, puisqu'on est en présence de faits accomplis à la naissance desquels aucun observateur n'a assisté.

L'anatomie des organes âgés (c'est-à-dire étudiés dans la graine mûre) ne pouvant fournir suffisamment de renseignements à ce sujet spécial, l'embryologie seule pouvait résoudre la question, et l'étude approfondie du développement de l'embryon et spécialement de la racine de cet embryon devait être faite complètement.

Historique. — Cette étude embryologique, ébauchée déjà par plusieurs savants, entre autres Brongniart⁽¹⁾, Schleiden⁽²⁾, Wilson⁽²⁾, Giraud⁽²⁾, Hofmeister⁽²⁾ avant 1855, Herbert Girandell⁽³⁾, avait été faite antérieurement par Richard⁽³⁾ et fut reprise très sérieusement par Hermann Schacht⁽⁴⁾ en 1855 et faite à nouveau par Hegelmaier⁽⁵⁾ vers 1878.

Mais, dans aucun de ces travaux, la question de la gaine radiculaire n'a été nettement tranchée, on peut même dire : a été à peine effleurée par ces auteurs. Ils se sont tous contentés de signaler ou de dessiner cette coiffe surnuméraire, sans songer à expliquer son origine.

Dans un premier travail publié à l'Institut royal néerlandais, Schacht avait commencé l'histoire embryologique du *Tropæolum* qu'il compléta en 1855, par l'examen de nombreuses préparations fraîches faites, ainsi qu'il le dit : à chaque instant du jour, sur des boutons diversement développés et des fleurs parfaitement fraîches, conditions qui importent extrêmement, sinon indispensables aux succès des observations en ce qui concerne la plante en question (Capucine) [*loc. cit.*].

Dans ce travail, Schacht montre le *préembryon de la Capucine* dont la portion supérieure s'allonge en deux sens pour donner des prolongements pluricellulaires et dont la partie inférieure seule donne naissance à un grand suspenseur. Il donne quelques détails sur le rôle de chacun des prolongements et étudie plus complètement le développement de l'embryon lui-même; il s'explique à ce sujet de la

(1) BRONGNIART, Mémoires sur la génération et le développement de l'embryon. (*Annales des sciences naturelles*, t. XII [pl. 44]).

(2) Schleiden, Wilson, Giraud et Hofmeister, cités dans le travail d'HERMANN SCHACHT (voir note 4 ci-dessous). *Flora*, 1854, et *Botanische Zeitung*, 1855, pages 641 à 652. Analyse faite dans les *Annales des sciences naturelles*, t. IV, 4^e série, 1855.

(3) RICHARD, *Anatomie du fruit*. — HERBERT GIRANDELL, voir A. CHATIN, *Anatomie des Tropéolées*, ouvrage déjà cité.

(4) HERMANN SCHACHT, *Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryo*, in-4^o, 234 pages, 34 planches, Amsterdam, 1850. Analyse dans *Annales des sciences naturelles*, t. 1851.

(5) HEGELMAIER, *Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dicotyledoner Keim*. Avec 9 planches, trad. Stuttgart, 1878.

façon suivante : « Les trois parties de l'embryon (c'est-à-dire centre végétatif ou plumule, les deux saillies représentant les rudiments des cotylédons) s'accroissent simultanément. Sous la plumule se développe en même temps un tissu analogue, dirait-on, au cambium, et qui s'étend de chaque côté des masses cotylédonaire. Cette sorte de tissu se perd dans la partie axile de l'embryon, d'un côté sous la plumule, de l'autre sous la radicule (*r*) déjà pourvue d'un commencement de coléorhyze. La figure 22 du mémoire de Schacht montre très bien la façon dont on doit comprendre les faits observés. (Voir cette figure reproduite planche IX fig. 18.) Plus loin, Schacht dit, à propos du rôle du suspenseur : « Il reste constamment dans le sac central de l'ovule; il est composé de plusieurs séries de cellules, *son extrémité, qui est aussi le siège principal de son accroissement*, se distingue des autres parties, en devenant l'embryon. Immédiatement au-dessus de cet embryon, se continue encore longtemps un travail de *multiplication cellulaire manifeste*, tandis que, plus loin de la jeune plantule, il n'y a que dilatation des cellules préexistantes. »

A lire ces observations déjà lointaines, faites alors que les connaissances embryonnaires donnaient lieu à de nombreuses contradictions et étaient si peu connues, on est forcé de reconnaître la sagacité de l'auteur et la justesse de ses observations. Mais, en ce qui concerne l'interprétation d'un certain nombre de faits, il y a tout lieu de regretter que ces observations n'aient pas été suivies avec plus de détails. Les termes employés par Schacht sont en effet par trop vagues. De plus, dans ce travail, il n'est aucunement question, et, on le comprend facilement, des méristèmes devant donner les initiales du cylindre central, de l'écorce et de la coiffe de la jeune radicule. A plus forte raison n'y peut-il être question de gaine radiculaire; et, cependant, si on examine attentivement le dessin de Schacht, cette gaine paraît être indiquée dans le prolongement de l'embryon qui s'enfonce dans le suspenseur (fig. 17 du travail de Schacht).

Le travail beaucoup plus récent d'Hegelmaier (1878) sur le développement de quelques Dicotylédones, confirme en partie les observations de Schacht, et, si on examine une des planches qui accompagnent ce travail, relative à l'embryogénie des *Tropæolum*, on retrouve les figures dessinées par Schacht, mais étudiées avec beaucoup plus de détails. Cela est facile à concevoir : alors que le premier de ces observateurs n'avait fait que des dissections à la loupe et des examens d'embryons à des grossissements relativement faibles, Hegelmaier employait, lui, la méthode des coupes et examinait quelques-unes de ses préparations à des grossissements variant entre 360 et 470. D'ailleurs, à cette époque, de nombreuses recherches embryologiques avaient été déjà fort bien faites, et les travaux remarquables de Johannes Hanstein⁽¹⁾ sur le développement de l'embryon des Monocotylédones et des Dicotylédones, qui datent de 1870, avaient ouvert une série d'études très intéressantes. Aussi, le travail de Hegelmaier relatif à la Capucine est-il des plus détaillés et des plus soigneusement faits.

Après avoir montré les premières divisions de l'œuf fécondé et les diverses phases des premiers développements de l'embryon, Hegelmaier montre la formation du corps à trois branches déjà décrit par Schacht et arrive à l'étude des premières divisions qui doivent donner naissance aux méristèmes radiculaires.

A la base de l'embryon, dit-il, le méristème interne cloisonne ses cellules toujours lentement et sans un ordre régulier. Un changement visible se manifeste seulement dans la partie du méristème s'étendant le plus près du suspenseur et où se trouve une grande quantité de fines granulations amylacées qui, dans la suite, seront consommées⁽²⁾, etc.... (Traduction.)

(1) JOHANNES HANSTEIN, *Aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie*, in *Botanische Abhandlungen*. Bonn. 1870.

(2) Ce sont ces granulations amylacées dont Hegelmaier n'a pu se débarrasser, dans les coupes qu'il a faites, qui ont empêché certainement cet auteur de voir les relations des tissus du sommet de la racine entre eux.

Entre cette partie remplie d'amidon et la pointe du plérome, reste encore une petite quantité de couches cellulaires, sans autant de contenu.

L'étude de l'origine de la racine et de sa double coiffe qui nous intéresse surtout ici est alors décrite par Hegelmaier et cela de la façon suivante : La démarcation d'une pointe radiculaire se fait seulement dans la direction d'un plan très légèrement convexe, ainsi que l'indique la figure 25 de la planche d'Hegelmaier, semblable à celle qui a été figurée ici, planche IX, figure 13, r.

Hegelmaier indique ensuite comment se forment les initiales de ce que, à cette époque, on appelait alors *Plérome* et *Dermatogène*, et cet auteur admet que les cellules de la pointe du plérome les plus voisines de celles de l'écorce sont très ressemblantes ; cependant, ajoute-t-il, leur disposition paraît indiquer l'existence réelle d'une différenciation qui s'est faite (1). En ce qui concerne la coiffe et la calypstre, il s'exprime à peu près ainsi : « On veut parler, chez *Tropæolum*, d'une calyptrigène ou d'une coiffe, et on peut comprendre sous ce nom la masse de tissu considérable qui reste permanente entre la surface de la racine et le suspenseur ; cette masse, d'après le développement embryonnaire décrit précédemment, joue la fonction physiologique d'une coiffe de racine, du moins avec une partie de ses couches cellulaires. » (Trad.)

Après la description et l'examen anatomique des diverses régions, Hegelmaier admet que la calyptrigène peut être constituée aussi bien par la racine ainsi indépendante que par un groupe de cellules beaucoup plus petites. Et, un peu plus loin, il ajoute textuellement : Sur la pointe de la racine même, se trouve une portion spéciale qui se fait remarquer par le contenu amylicé de ses cellules ; il se peut que pendant la période finale, avant la maturité de la graine, il se fasse dans cette région une sorte de formations cellu-

(1) *Das wirkliche Bestehen einer stattgehabten Differenzirung.*

lares en séries (*Säulenbildung*) : une quantité de cellules situées là se partageant en files répétées perpendiculaires au sommet de la racine. On pourrait, au besoin, considérer comme équivalent proprement dit d'une coiffe, au point de vue morphologique, cette partie atteignant seulement un petit développement; mais un tissu complexe s'étend au-dessus, dans la direction du suspenseur.

Comparant ensuite cette racine à celle de quelques Monocotylédones qui ont une structure à peu près analogue, l'auteur ajoute : De la disposition entièrement endogène de sa racine, l'embryon des *Tropæolum* a la plus grande ressemblance avec l'embryon d'une Monocotylédone, le *Canna*; et, à vrai dire, avec celui-là encore plus qu'avec celui des Graminées. Mais, en ce qui concerne l'origine même de la seconde coiffe, dont il signale cependant l'existence, Hegelmaier ne se prononce pas. Il émet même des doutes à ce sujet. Si on se reporte à ses figures 27 et 28, on comprend que l'origine de cette double coiffe est loin d'être expliquée. Dans la figure 27, que j'ai reproduite planche IX, figure 15, et qui représente schématiquement la portion moyenne d'un embryon mûr avec la portion du suspenseur attenant, on distingue la région *p* du plérôme, *r* la limite du corps de la racine, *cal* le tissu associant ou réunissant la coiffe de la racine avec la coléorhize. Les cotylédons *Cot*, par leurs bords, entourent le suspenseur.

Le dessin de M. Flahault, publié à la même époque, est beaucoup plus complet et plus exact que celui d'Hegelmaier. Dans le texte de son travail, ce dernier auteur regrette d'ailleurs de ne pouvoir représenter qu'une petite portion relative à la région embryonnaire, paraissant ainsi reconnaître implicitement la difficulté matérielle d'obtenir des préparations absolument concluantes.

De tous les travaux dont l'analyse rapide vient d'être faite, au point de vue surtout de l'histoire de la gaine racinaire, il résulte nettement que, pour tous ceux qui ont étudié la racine primaire de l'embryon de la Capucine, cette

racine est d'origine endogène et que, à son sommet, *il existe une coiffe et une double coiffe* ; que les tissus qui constituent ces deux régions sont à peu près semblables et qu'à la germination tout cet ensemble paraît se fendre suivant deux plans perpendiculaires l'un à l'autre, en deux fentes en croix du milieu desquelles sortirait une racine normale : la radicule de l'embryon. Mais, je le répète, en ce qui concerne l'origine exacte de cette gaine radiculaire, rien de précis n'est dit. Hegelmayer prévoit seul la possibilité de l'existence d'un tissu composé de petites cellules placé au sommet de la racine jeune, après différenciation de la vraie coiffe, et c'est tout.

MM. Van Thieghem et Douliot ⁽¹⁾, en 1888, dans leurs travaux sur la racine latérale endogène, admettent les conclusions de M. Flahaut à propos de la racine terminale et disent que, dans le tissu situé en dehors de l'écorce de la racine, on trouve deux régions : en dedans, l'épiderme composé, à cellules superposées en séries radiales sans méats, qui appartient à la racine ; en dehors, une couche de huit à dix assises de cellules irrégulièrement disposées et pourvues de méats, qui appartiennent à l'écorce de la tige qui est recouverte par l'épiderme de celle-ci et qui constitue la gaine. A la germination, la gaine corticale étant déchirée au sommet même, ainsi que l'a montré M. Flahaut, l'épiderme de la racine n'en entraîne pas une portion avec lui ; par conséquent, la coiffe est dès ce moment réduite à une calypstre.

Développement de l'embryon. — A la germination, il est impossible en effet de rechercher l'origine de la coiffe surnuméraire, puisqu'il est déjà impossible de faire des observations histologiques suffisantes à ce point de vue au moment de la maturité de la graine.

Puisque la graine mûre contient un embryon dont la ra-

(1) VAN TIEGHEM et DOULIOT, Racine latérale endogène. (*Annales des sciences naturelles*, 1888.)

cine est trop développée pour faire les observations nécessaires, il fallait recourir à des embryons plus jeunes.

Qu'il me soit permis de dire ici toutes les difficultés matérielles que j'ai rencontrées dans ces recherches. La dissection de ces embryons isolés, au moment où ils sont convenables pour cette étude spéciale, demande en effet de grandes précautions, ainsi que leur fixation et leur traitement. Ayant commencé par examiner des embryons pris dans des graines à peu près mûres, puis successivement moins mûres, j'ai dû ainsi arriver à être obligé de prendre des embryons dont les cotylédons atteignaient à peine un millimètre de long sur un demi-millimètre de large, de détacher en même temps que l'embryon son suspenseur, sans le briser et en le laissant bien en place à son sommet; car, les coupes faites sur des ovaires jeunes entiers ne pouvaient permettre l'orientation exacte de l'embryon et par suite ne pouvaient donner de préparations concluantes. Si l'on pense qu'il m'a fallu disséquer ainsi plus de cinq cents embryons, si l'on se rappelle que les manipulations nécessaires pour rendre ces embryons transparents demandaient parfois un jour entier, quelquefois plus de trois jours; que l'orientation de ces embryons devait toujours être faite, dans la paraffine, après coloration au brun de Bismarck; que les coupes devaient être faites en séries; on comprendra, je pense, toutes les difficultés rencontrées en faisant ces recherches embryologiques, et on aura tendance, je l'espère, à oublier les imperfections, nombreuses encore, je le sais, qui existent dans le résumé succinct que je vais faire à ce sujet.

Dans l'intérieur du sac embryonnaire de *Tropaeolum peregrinum* (espèce surtout qui a été étudiée avec *Tropaeolum majus*), j'ai pu retrouver le « corps à trois branches » décrit par Schacht.

Hofmeister ⁽¹⁾ avait déclaré, trois ans après les publica-

(1) HOFMEISTER, *Embryobildung der Phanerogamen*. In *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* Pringsheim's. 1858.

tions de Schacht, n'avoir jamais vu les appendices du bout supérieur du préembryon que ce dernier auteur venait de décrire et il paraissait mettre en doute les données de Schacht. Si on se reporte aux deux figures 17 et 19 de la planche IX, on verra représentées deux sections longitudinales d'un sac embryonnaire, au moment où le préembryon décrit par Schacht est encore nettement visible et relativement jeune. La masse supérieure volumineuse, très fortement grossie sur ce dessin (fig. 17), fait voir le commencement de la différenciation en trois cordons: les deux latéraux *a* et *b* se développent déjà, alors que le cordon médian *sp*, qui doit donner le suspenseur, ne porte encore à son extrémité aucune différenciation visible en vue de la formation de l'embryon. La figure 19 représente un stade plus avancé évidemment, puisque le suspenseur *sp* s'est considérablement accru, portant, comme d'habitude, l'embryon déjà assez différencié formant une masse pluricellulaire globuleuse à son sommet. Sur cette figure, qui est la représentation d'une coupe fine d'un sac embryonnaire jeune après fécondation, les deux appendices latéraux sont aussi visibles et doivent être fortement accrus, à en juger par le nombre des cellules qui sont visibles à droite et à gauche, en *a* et *b*, figure 19, planche IX. Mais il est impossible de se rendre compte de cet accroissement sur de telles sections; car, les deux appendices n'étant pas dans le même plan l'un et l'autre, ni dans le plan du suspenseur non plus, ils sont coupés à des hauteurs variables et on ne peut jamais en voir qu'une portion.

La dissection seule d'un embryon, à un moment convenable, permet d'affirmer la présence de ces trois cordons cellulaires décrit par Schacht, non vus par Hofmeister et entrevue par M. Chatin, qui, dans son mémoire en 1856, parle de « ce long cordon insolite des Capucines qui est un appendice qui pénètre dans l'ovule ».

Des dissociations faites à des moments opportuns dans des sacs embryonnaires m'ont permis de voir tous les stades qui sont figurés sur la planche IX de ce travail. En ce qui

concerne le corps à trois branches, il a pu être isolé à peu près entier et alors qu'aucune différenciation n'était faite à son extrémité. Son existence ne peut être mise en doute. Les deux figures 17 et 19 de la planche IX et les préparations que j'en ai obtenues, semblables à peu près à la figure 20 de Schacht, représentée figure 16, planche IX, ne laissent aucun doute à son sujet.

Si on se reporte à la figure 10 de la planche IX, on verra, très fortement grossie, l'extrémité du suspenseur du *Tropaeolum*, alors que la masse globuleuse décrite par Schacht y est déjà formée. J'ai figuré sur ce dessin la portion terminale du suspenseur portant, déjà bien développée, la masse pluricellulaire sphérique qui, en se différenciant ultérieurement, donnera la jeune plante. Le suspenseur, à ce moment, est formé par un long cordon constitué par plusieurs cellules allongées, disposées sur plusieurs rangs, et l'embryon porté à son extrémité ne présente encore pas de différenciations extérieures apparentes.

Un peu plus développé, l'embryon paraît être englobé vers une de ses extrémités (l'extrémité radiculaire) par des cellules nées au bout du suspenseur et qui paraissent l'entourer. La figure de droite, figure 10, montre cette disposition. La masse embryonnaire est encore sphérique, un peu allongée du côté radiculaire; quant au suspenseur, il paraît recouvrir une portion de cette extrémité.

Plus tard, la masse qui constitue l'embryon se différencie alors et, ainsi que l'indique la figure 5, on voit apparaître les deux bourrelets latéraux qui sont les rudiments des cotylédons, au milieu desquels se trouve la petite proéminence qui deviendra plus tard la tigelle. L'extrémité radiculaire, à ce moment-là, n'est déjà plus nettement visible. L'embryon paraît dans cette région être enfoncé dans les cellules de la partie terminale du suspenseur. Malgré toute la transparence qu'il est possible d'obtenir sur de telles préparations, il est difficile de se rendre un compte exact des rapports des divers tissus entre eux.

Continuant à examiner des embryons en voie de développement, on peut cependant, à un moment donné, voir par transparence l'extrémité radiculaire formant une sorte de cône entouré sur toute sa surface par de nombreuses cellules allongées, ovoïdes, formant à l'extrémité du suspenseur une masse assez volumineuse pluricellulaire. La figure 5 de la planche IX représente, très fortement grossi, ce stade du développement de l'embryon du *Tropæolum majus*. La pointe radiculaire est peu visible, mais cependant apparaît plus sombre au milieu du tissu clair formé par les cellules, lâchement unies entre elles, de l'extrémité du suspenseur.

La grosse masse suspendue représente les cotylédons, dont les tissus, encore peu différenciés, sont formés de cellules denses. C'est ce stade qui est un des premiers les plus intéressants pour l'étude de l'origine de la double coiffe.

J'ai figuré, planche IX, figure 11, en un schéma, un suspenseur de *Tropæolum*, tel qu'on doit le comprendre et tel qu'il existe réellement à ce moment du développement de l'embryon. Les cellules de sa base ont proliféré et se sont développées dans tous les sens, tandis que les cellules de sa partie supérieure du côté du micropyle de l'ovule ne se sont accrues que dans le sens de la longueur. Ce sont ces cellules de la base du suspenseur qui forment comme une sorte d'entonnoir dont les parois, se prolongeant à la surface de l'embryon, recouvrent la région radiculaire de celui-ci.

Les premières différenciations des tissus de la racine et de la tigelle sont faites à cette période, et la forme des cotylédons est déjà nettement accusée. L'ensemble de l'embryon et de son suspenseur atteint alors, chez *Tropæolum peregrinum* où je l'ai surtout étudié, un demi-millimètre de long.

Il apparaît alors constitué, comme l'indique la figure 4, planche IX, qui représente un embryon développé et dont un cotylédon a été détaché pour montrer la jeune plantule en place. Les cellules du suspenseur entourent le sommet de la région radiculaire ainsi cachée. La tigelle porte déjà sur ses bords les rudiments des jeunes feuilles, sous forme

de petits mamelons. Quant au cotylédon laissé en place, sur cette figure, il a déjà développé ses deux prolongements latéraux qui, à droite et à gauche, font un peu saillie sur les faces du suspenseur. Plus tard, ces saillies s'agrandissant viendront entourer complètement le sommet radiculaire. Chacun des cotylédons ayant ces deux prolongements, il en résulte que ce sommet est entouré par quatre masses qui, s'accolant presque entièrement l'une à l'autre, formeront à la maturité de la graine les oreillettes qui entourent la radicule et qui ont été figurées sur la section transversale du fruit mûr (fig. 7, pl. IX).

Afin de bien montrer la forme exacte qu'affecte l'embryon des *Tropæolum* et afin de permettre de comprendre la structure de la graine mûre, il m'a paru utile de montrer, sous ses divers aspects, l'embryon jeune encore et de suivre le développement de ses diverses parties constitutives. La figure 1 de la planche IX est la reproduction d'après nature d'une graine non mûre de *Tropæolum peregrinum* coupée longitudinalement avec précaution, de façon à laisser complètement fermé le sac embryonnaire. Celui-ci présente à son extrémité, voisine du micropyle, un petit bec recourbé qui représente la région où se trouvera plus tard la radicule et où se trouve le suspenseur, à ce moment. La figure 3 fait voir, le sac embryonnaire étant ouvert, l'embryon développé et entouré encore du liquide de l'albumen. Les cotylédons ont déjà leurs oreillettes développées autour du suspenseur qui occupe la région indiquée ci-dessus. Enfin, la figure 2 est l'image du sac embryonnaire isolé presque mûr avec la région radiculaire courbée, très développée.

Les figures 6, 7, 8 de cette même planche font voir, sous trois aspects différents, un même embryon jeune qui, dans le cas particulier (cas un peu anormal mais assez fréquent cependant), possède un cotylédon un peu plus petit que l'autre. Le cotylédon 1 recouvre incomplètement le cotylédon 2 sur la figure 6; il n'est pas visible sur la figure 7, puisqu'il est recouvert totalement par le cotylédon 2.

Enfin, dans la figure 8, les deux cotylédons sont nettement vus, comme s'ils étaient coupés verticalement, et on comprend parfaitement sur ce dessin les rapports des cotylédons entre eux et leurs rapports avec la tigelle et la radicule. Ainsi qu'on peut le voir ici aussi, le corps du suspenseur fait suite à la région radiculaire de l'embryon.

Pour arriver à rechercher les relations qui existent entre le suspenseur et la région radiculaire de l'embryon, il est absolument indispensable de faire une section passant exactement par un plan intéressant à la fois : le plan médian du suspenseur, le plan médian du sommet de la radicule, ou pour mieux dire le sommet exact de cette radicule, le plan médian des deux petits pédoncules qui attachent les cotylédons à la tigelle, et le plan médian même des cotylédons. Toute autre coupe passant obliquement ou n'intéressant pas à la fois toutes ces régions, ne saurait être concluante.

J'ai dit, dans le chapitre de la technique, comment par décoloration d'abord, puis par dissolution des contenus cellulaires gênant l'observation, coloration ensuite au brun, on pouvait arriver à ce résultat absolument nécessaire.

La figure 9 de la planche IX, qui est une reproduction photographique d'une section du sommet radiculaire d'un embryon jeune, permet de comprendre la structure histologique de cette racine principale jeune de l'embryon, et d'attribuer aux différents tissus que l'on y rencontre leur origine histologique. Ainsi que je l'ai décrit déjà, dans une note à l'Institut⁽¹⁾, la racine primaire de l'embryon de la Capucine, à l'état jeune, porte à son sommet les trois groupes d'initiales normales de toutes les racines de Phanérogames Dicotylédones : un groupe d'initiales normales pour le cylindre central, un groupe pour le parenchyme cortical et, enfin, les cellules initiales de l'épiderme qui constitue la vraie coiffe. Des traits plus accentués sur la figure 9 font voir les limites

(1) CAMILLE BRUNOTTE, Sur l'origine de la double coiffe de la racine des Tropæolées. (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, janvier 1898.)

de ces trois régions sur la préparation microscopique représentée, autant que l'on peut, sur une telle reproduction photographique de coupe, délimiter les tissus primaires jeunes.

Au sommet de la radicule ainsi constituée on trouve la vraie coiffe déjà nettement formée, comprenant elle-même quelques rangées de cellules qui, s'étendant sur les flancs de la racine, constituent un tissu qui, diminuant d'épaisseur sur les côtés, est semblable en tout à celui que M. Flahault a parfaitement décrit dans la racine de l'embryon de la graine mûre de la Capucine. Recouvrant tout cet ensemble, et cela sur toute la longueur de la racine, on voit un tissu formé de cellules plus grandes que celles de la vraie coiffe, formant au sommet une masse de dix à quinze rangées de cellules constituant la gaine radiculaire assez épaisse. Celle-ci s'amincit sur les flancs de la racine, et on peut facilement observer, sur les préparations, la région occupée par ce tissu et le point exact où il cesse à la surface de l'organe. Ce tissu est en continuité avec les cellules du suspenseur, sans aucun doute, par les cellules inférieures de cet organe qui, pendant que l'embryon continuait à se développer, a été le siège d'une prolifération destinée à former la gaine radiculaire qui persiste au sommet. Le simple examen de la figure 9, planche IX, ne doit laisser aucun doute au sujet du rapport intime qui existe entre les cellules des flancs de la racine jeune et celles du sommet, appartenant au suspenseur qui se continue encore, aminci, vers la partie supérieure.

Cette gaine radiculaire paraît donc être *formée par la prolifération des cellules du suspenseur vrai* et, ainsi que je le disais dans ma note à l'Académie, il n'y a pas lieu de s'étonner outre mesure de cette prolifération du suspenseur dans sa région terminale, si l'on se rappelle les premières phases du développement de l'œuf.

Le suspenseur portant l'embryon à son extrémité est, en effet, seul logé dans le sac embryonnaire. Il est en relation avec deux prolongements qui, au lieu de rester dans ce sac,

en percent la paroi et vont chercher leur nourriture dans les tissus avoisinants.

Ces deux appendices extérieurs au sac embryonnaire doivent constituer pour l'embryon de vrais appendices nourriciers. Avant la maturité de la graine, ils fournissent au suspenseur resté dans le sac les éléments nutritifs nécessaires à la formation des cellules qui constituent le tissu de renforcement de la racine primaire, laquelle est ainsi pourvue, dès son plus jeune âge, de cette gaine surnuméraire qui lui est particulière et dont on connaît dès maintenant l'origine.

Germination. — A la germination, la graine de *Tropæolum* a été examinée avec soin, et M. Flahault a lui-même montré : que la gaine corticale était déchirée au sommet en quatre valves, que cette gaine ainsi séparée tout entière, sans laisser de débris sur la coiffe elle-même, commençait aussitôt à s'exfolier. La radicule ainsi débarrassée de ce qui la gênait dans son développement s'accroît d'une façon normale : ses cellules extérieures s'élargissent et prennent les caractères qu'elles ont d'ordinaire chez les Dicotylédones.

Le développement de cette graine avait été étudié déjà par M. Chatin, qui montrait aussi les caractères communs qui existaient entre les *Balsaminées* et les *Tropæolées*. Indépendamment, dit-il, de la racine principale qui, à la germination, sort de l'axe de la radicule de l'embryon, il se fait quatre racines qui naissent symétriquement sur les bords de celle-ci, ce qui donne un total de cinq racines, dont chacune refoule devant elle et perce, pour se produire au dehors, la coléorhize dont est pourvu l'embryon des *Tropæolées*.

On sait, de plus, qu'il y a une grande similitude de caractères entre les cylindres centraux de *Tropæolum majus* et de *Impatiens Balsamina*, et que ces deux plantes ont de nombreux caractères histologiques communs.

R. Gérard⁽¹⁾, à propos de l'axe hypocotylé, de la racine

(1) R. GÉRARD, Passage de la tige à la racine. (*Annales des sciences naturelles*, t. XI, 1880.)

et de l'étude du collet, confirme encore cette similitude et dit :

« En ce qui concerne *Tropæolum majus*, les caractères extérieurs sont les mêmes que chez *Impatiens* : la racine porte à son sommet, considérablement accru, un assez grand nombre de racicules disposées sur quatre rangs. La tigelle est courte, presque nulle. »

Il est certain que l'étude du développement de l'embryon, depuis sa formation jusqu'au moment de la germination et même après, serait à entreprendre chez toutes les espèces du genre, et il est probable que cette étude ainsi faite donnerait des résultats scientifiques des plus importants, car, à ma connaissance, les travaux publiés sur les *Tropæolées*⁽¹⁾, au point de vue embryologique, n'ont jamais porté que sur quelques espèces. On comprend que tel travail d'embryologie ne peut être entrepris que dans des conditions toutes spéciales et avec de nombreux matériaux frais, ce qui est irréalisable dans nos régions où les rares espèces de *Tropæolées* dont on peut disposer sont déjà toutes cultivées.

Appareil végétatif foliaire. — En faisant, au Muséum, des recherches à l'herbier, au sujet de ces plantes, je fus cependant frappé par la forme particulière qu'affectaient certaines feuilles de quelques espèces, et je fis à leur sujet quelques études d'anatomie et de morphologie comparée dont l'exposé rapide sera fait, comme appendice à ces quelques recherches sur l'embryogénie des espèces dont j'ai pu me procurer les graines.

On verra, d'ailleurs, que ces observations touchent encore un peu à l'embryologie, puisque c'est la *forme constante typique du cotylédon* qui a excité mon attention.

Sans vouloir entrer dans les détails de descriptions anatomiques de l'ensemble de l'appareil végétatif tout entier,

(1) Voir bibliographie dans ENGLER et PRANTL. Voir entre autres : BUCHENAU, *Beiträge zur Kenntniss der Gattung Tropæolum*. (*Botanisches Jahrbuch für systematik Pflanzengeschichte*, t. XII, fasc. 1.)

bien étudié déjà chez quelques espèces, je me contenterai de passer ici en revue la forme des feuilles de quelques *Tropæolées*, qu'il m'a été donné d'examiner.

J'ai réuni, dans la planche X, quelques-unes de ces feuilles les plus typiques et le moins habituellement connues; on trouvera dans les ouvrages de botanique (Engler et Prantl entre autres) des figures représentant les autres espèces dont il va être question.

Chez *Tr. majus*, L., de même que chez *Tr. minus*, L., et toutes leurs variétés cultivées, les feuilles adultes sont, comme on le sait, peltées, circulaires, et portent *sept* nervures secondaires. Chacune de celles-ci vient se terminer à la périphérie du limbe dans une région très riche en eau et au milieu d'un tissu aquifère abondant. A ce niveau, le limbe est un peu rentré, ce qui donne à l'ensemble l'aspect d'une feuille légèrement lobée.

Chez *Tr. peregrinum*, Jacq., la feuille n'est plus circulaire. Du type pelté encore, cette feuille est fortement lobée, ses lobes, au nombre de *cinq*, sont très développés. Les nervures qui occupent leur portion médiane se terminent par un petit mucron où se trouve un tissu aquifère. Les lobes ne sont pas entièrement libres depuis le sommet de la nervure principale. Une portion commune de limbe entoure toutes les nervures secondaires jusqu'à leur tiers inférieur à peu près. (Voir fig. 6, 7, 9, pl. X.)

Chez *Tr. ciliatum*, Ruiz et Pavon, la feuille est encore lobée. Elle l'est beaucoup plus profondément même que la précédente. Il y a ici, presque toujours, *six* lobes, dont un moins développé que les autres. Ce sixième lobe se trouve en face du lobe médian le plus développé et, la feuille, bien que du type circulaire est, comme celle de la précédente espèce, symétrique par rapport à un plan (fig. 4 et 5, pl. X).

Tropæolum pentaphyllum, Lam, ainsi que son nom paraît déjà l'indiquer, a *cinq* lobes. Les feuilles de cette espèce⁽¹⁾

(1) Ces feuilles sont dessinées dans l'ouvrage de ENGLER et PRANTL, déjà cité.

ressemblent à celles de *Tr. ciliatum*, auxquelles on aurait enlevé le petit lobe médian antérieur. Ces lobes paraissent complètement libres et entourent complètement leur nervure médiane secondaire.

Chez *Tr. brachyceras*, Hooker, nous retrouvons la forme circulaire de la feuille avec six nervures secondaires. Le limbe est découpé en six lobes incomplètement séparés les uns des autres. Cette feuille ressemble à la feuille typique de la Capucine ordinaire, dont les lobes seraient accentués. Mais, il est à remarquer qu'alors que chez la Capucine ordinaire, les petites échancrures du limbe se trouvent au sommet des nervures secondaires, ici au contraire, comme d'ailleurs chez toutes les autres espèces, ces échancrures qui s'accroissent pour former les lobes plus ou moins complètement séparés, sont situées dans le limbe, entre ces nervures.

Chez *Tr. speciosum*, nous retrouvons encore une feuille peltée, circulaire, à six nervures secondaires; mais ici, les pétioles secondaires sont complètement libres, se détachent de la nervure principale à son sommet et ne sont entourés par le limbe secondaire que sur les trois quarts supérieurs de leur longueur.

Chez *Tr. sessilifolium*, Pöpp et Endlicher, les feuilles petites sont trilobées, et les lobes sont presque entièrement séparés les uns des autres, alors que chez *Tr. Deckerianum*, Moritz, appelée aussi *Tr. trilobum*, à cause de la forme trilobée de ses feuilles, les lobes sont incomplètement séparés.

Enfin, faisant singulier contraste avec ces diverses feuilles, celles de *Tr. longifolium* se présentent comme on le voit figures 1, 2 et 3, planche X. Elles sont lancéolées, du type acuto-ovale. Leur nervation est cependant peltée et les nervures secondaires les plus apparentes sont au nombre de cinq.

Ainsi qu'on le voit, la forme des feuilles des diverses espèces de *Tropæolum* est loin d'être la même, et la comparaison de ces feuilles entre elles montre une assez grande

différenciation intéressant le limbe plus ou moins profondément lobé ou entier. Le nombre des lobes est variable d'une espèce à l'autre, de même que celui des nervures secondaires, dont le nombre et la disposition modifient la forme générale de la feuille.

Malgré ces diverses formes des feuilles adultes des espèces décrites, il est cependant un caractère de l'appareil végétatif foliaire qui reste constant dans toutes les espèces : il intéresse les feuilles cotylédonaire.

A la germination, au moment où les *cotylédons* sortent de terre, *toujours*, à quelque espèce qu'ils appartiennent, ils sont *trilobés* ; non seulement ils sont trilobés lorsqu'ils sont petits et peu développés, mais, dans les espèces où ils persistent longtemps et où ils deviennent assez grands même, ils gardent toujours leurs trois lobes nettement accentués.

Chez *Tr. majus* où la feuille est circulaire, chez le *Tr. aduncum* et d'autres, les trois lobes des cotylédons sont toujours nettement visibles, même sur des cotylédons assez grands, ainsi qu'on peut en juger en examinant les figures 10 et 11 de la planche X et la figure 12 de la planche IX.

Ce doit être là, évidemment, un caractère ancestral du type *Tropæolum*, qu'il m'a paru intéressant de signaler en terminant ces rapides recherches embryogéniques.

CONCLUSIONS

En résumé, de toutes les observations qui précèdent, on peut tirer les conclusions suivantes :

Des monographies anatomiques d'espèces voisines paraissent de plus en plus nécessaires, ainsi que l'étude des développements embryonnaires. Ces recherches permettront peut-être de démontrer, ainsi que cela l'est dans ce travail pour quelques espèces d'*Impatiens*, que certains caractères anatomiques et morphologiques importants sont variables d'une espèce à l'autre.

Ces différences anatomiques variables peuvent intéresser aussi bien l'ensemble de l'appareil végétatif, que quelques-uns de ses organes seulement : les uns déjà dans l'embryon lui-même, les autres dans les organes de l'appareil végétatif accru.

L'absence de racine principale chez l'embryon contenu dans la graine mûre de *I. Noli-tangere*, est un fait prouvé par l'étude histologique.

Les caractères donnés par cette étude histologique sont confirmés entièrement par l'étude de l'extrémité de l'axe hypocotylé, au moment de la germination. Une assise cellulaire périphérique seule se développe à ce moment en poils allongés, jouant le rôle de poils absorbants.

D'autres espèces de Balsamines ont leur racine principale normale, quelquefois elle persiste toujours, d'autres fois elle peut être de courte durée et, après s'être développée jusqu'à une certaine longueur, s'atrophie ou disparaît. On peut rencontrer tous les types intermédiaires entre l'avortement complet et le développement très grand de cet organe, chez des espèces très voisines.

Dans le cas où la racine principale n'existe pas, des racines latérales, au nombre de huit au moins, disposées en deux étages de quatre, naissent de bonne heure dans l'embryon jeune, aux dépens de l'assise périphérique du cylindre central, non encore différencié. Ces racines latérales ont une coiffe normale et une poche digestive.

Chez d'autres espèces du genre, où la racine jeune est à peine développée chez l'embryon à la maturité de la graine, on trouve aussi des racines latérales formées au nombre de quatre, généralement; mais, celles-ci ne se développent que plus tard, après que la racine principale est déjà accrue.

Chez d'autres espèces enfin, ces racines latérales peuvent ne pas exister dans l'embryon à la maturité de la graine.

Les phénomènes de germination sont particuliers à chaque espèce. Une preuve évidente en est donnée par les singulières conditions dans lesquelles s'opère la germination de *I. Noli-tangere*, chez laquelle une germination provoquée de graines récoltées bien mûres, est presque toujours impossible. La plante se ressemant très bien d'elle-même, il faut en conclure que ses graines doivent être immédiatement enfouies dans le sol pour qu'elles gardent leurs propriétés germinatives.

Les téguments des graines d'*Impatiens* sont sujets à des variations de structure, suivant les espèces. Ces variations portent surtout sur les téguments externes, en vue de donner une protection plus ou moins grande à l'amande, par suite à l'embryon.

L'albumen qui existe toujours est en partie résorbé et est réduit à quelques assises cellulaires. Il y a toujours deux téguments, mais le tégument interne est fortement réduit lors de la maturité de la graine.

Chez l'embryon du *Tropæolum*, chez lequel la racine porte au sommet une double coiffe, cette coiffe surnuméraire est formée par une prolifération des cellules de l'extrémité du suspenseur. L'embryologie seule pouvait démontrer ce fait.

Le corps à trois branches de l'embryon, décrit par Schacht, et dont l'existence a été mise en doute par Hofmeister, existe réellement. La double coiffe existe déjà dans l'embryon qui n'a que $1/4$ de millimètre de long, dans l'ovule fécondé. Les matériaux de réserve qu'il accumule à son sommet pour proliférer ainsi proviennent des prolongements latéraux de l'embryon.

Les feuilles très variables comme formes, chez les *Impatiens* aussi bien que chez les *Tropæolum*, sont disposées chez les premières d'une façon très différente sur des espèces voisines et même sur la même plante. Chez les *Tropæolum*, les feuilles embryonnaires gardent toutes un caractère héréditaire; elles sont divisées plus ou moins profondément en trois lobes, alors que les feuilles caulinaires, chez quelques espèces, sont orbiculaires entières, ou circulaires, ou elliptiques allongées.

Les nectaires extra-floraux des *Impatiens* sont variables comme forme, comme structure anatomique et comme disposition, par rapport aux feuilles et à la tige, suivant les espèces.

Enfin, je rappelle que, dans ce Mémoire, il est donné description d'une méthode technique permettant de faire l'étude anatomique, histologique, et l'étude de la course des faisceaux dans bien des cas, des organes végétaux quelconques.

Cette méthode, applicable surtout aux petits embryons et aux organes délicats tels que des feuilles minces, a pour but de rendre transparents, aussi complètement que possible, les organes disséqués à la loupe et qui, vus ainsi en entier, sous le champ même du microscope, après coloration, peuvent être examinés directement, complètement et jusque dans leurs plus petits détails.

Nancy, le 15 juin 1900.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Les Vosges.

ZOOLOGIE. — Les Annélides tubicoles : Organisation, biologie.

Vu et approuvé : Paris, le 28 juillet 1900.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes employées pour toutes les figures.

Em.....	Embryon.	t. i.....	Tégument interne.
sp.....	Suspenseur.	a. p.....	Assise protéique.
Cot.....	Cotylédons.	P.....	Pétiole.
A.....	Axe hypocotylé.	p. f.....	Pédoncule floral.
T.....	Tigelle.	N. e....	Nectaires extra-floraux.
R. P....	Racine principale.	l. l.....	Lobes latéraux.
r.....	Radicule.	d.....	Dents des bords de la feuille.
r. l.....	Racine latérale.	R.....	Cellules à raphides.
C. C....	Cylindre central.	St.....	Stomates.
p. c....	Parenchyme cortical.	o.....	Ouverture ou pore épidermique.
Ep.....	Épiderme.	m.....	Moelle.
End.....	Endoderme.	f. f.....	Faisceau vasculaire.
per.....	Péricycle.	f. i.....	Faisceau isolé.
C.....	Coiffe.	S.....	Tissu parenchymateux contenant des matières sucrées.
p.....	Poils épidermiques ou papilles.	S. Em...	Sac embryonnaire.
t. e.....	Tégument externe.		

IMPATIENS

PLANCHE I

Embryons en voie de germination.

Fig. 1, 2, 3 et 5. — Jeunes plantes d'*Impatiens Noli-tangere* en germination sous terre ou au moment de leur sortie de terre. — G. 3/1.

Cot. cotylédons, A. axe hypocotylé, r. l. racines latérales.

Les figures 1, 2 et 3 montrent les racines latérales étalées; la figure 5 représente la base même de l'axe hypocotylé entouré par les racines r. l. et la place vide où devrait se trouver la racine principale.

Fig. 4. — Extrémité de l'appareil végétatif fortement accru de *I. Noli-tangere*. La souche agrandie s'étend horizontalement dans le sol, porte de nombreuses racines adventives; l'extrémité de l'axe hypocotyle accru se termine brusquement et porté les racines de second ordre sur son disque terminal. — G. 1/1.

Fig. 6. — Graines grossies de *I. Noli-tangere* montrant la région renflée dans laquelle se trouve la radicule. — G. 3/1.

- Fig. 7, 8. — Jeunes plantules en germination de *I. parviflora* (mêmes lettres que ci-dessus). Ici, la racine principale R. P. forme pivot et se trouve dans la continuation de l'axe hypocotylé A, dressé. — G. 3/1.
- Fig. 9. — Section d'une graine de *I. Noli-tangere*. Cette figure représente la disposition et les rapports des cotylédons avec l'axe hypocotylé non développé et la situation des racines latérales disposées en deux séries sur la portion post-terminale de cet axe. L'axe hypocotylé se termine brusquement en un dôme élargi, sans coiffe (schématique).
- Fig. 10. — Même figure que la précédente, mais plus agrandie. Le cylindre central de l'axe hypocotylé entouré par le parenchyme cortical, p. c., a donné naissance à huit racines. Quatre sont seulement visibles sur cette figure. Les deux racines figurées à la partie inférieure sont un peu plus développées que les deux autres. L'épiderme des cotylédons se continue sur toute la périphérie. Il n'y a pas trace de coiffe (schématique).
- Fig. 11. — Section identique aux deux précédentes, mais faite dans la graine de *I. parviflora*. Deux racines latérales sont figurées à droite et à gauche. Elles appartiennent au verticille des quatre racines latérales qui existent chez cette espèce. La racine principale nettement formée, recouverte de sa coiffe C, occupe l'extrémité de l'embryon (schéma).
- Fig. 12. — Graines grossies trois fois environ de *I. parviflora*.
- Fig. 13, 14. — Jeunes plantules de *I. Balsamina* en voie de développement. Les cotylédons encore portés par l'axe hypocotylé recourbé sur la figure 14 sont dressés sur la plantule, figure 13. — La racine principale, plus développée que les racines latérales, est nettement visible.
- Fig. 15. — Schéma représentant la section longitudinale de la graine de *I. Balsamina*. Cette section passe par le plan médian des cotylédons et montre l'extrémité radiculaire. La coiffe de la racine jeune, déjà développée fortement, occupe l'extrémité. Deux racines latérales sont à l'état d'ébauche et forment deux mamelons très apparents. Les deux traits horizontaux limitent la région de l'axe hypocotylé, très peu développé encore, et sur lequel naissent les racines latérales.
- Fig. 16. — Section très fortement grossie de l'extrémité radiculaire de cette *I. Balsamina*, montrant les initiales de la coiffe de l'écorce et du cylindre central. L'endoderme End., le cylindre central C. C., l'écorce p. c., l'épiderme E. et la coiffe c., sont déjà nettement différenciés (d'après M. Flahault). — G. 250.
- Fig. 17. — Graines, grossies trois fois à peu près, de *I. Balsamina*.
- Fig. 18, 19. — Plantules d'*I. Royli* déjà développées. Les cotylédons étalés sont portés par l'axe dressé hypocotylé. La racine principale développée est entourée par quatre racines latérales également accrues. — La racine principale est plus petite. Son extrémité est peu développée. Grandeur naturelle.
- Fig. 20. — Graines de *I. Royli* grossies trois fois.
- Fig. 21. — Section longitudinale demi-schématique d'une graine de *I. Royli*, montrant la racine principale avec sa coiffe terminale et les racines latérales déjà fortement développées.

PLANCHE II

Appareil végétatif et sections d'embryon.

- Fig. 1. — Une jeune plante d'*Impatiens Royli*, montrant les cotylédons opposés Cot., le faux verticille supérieur formé par quatre feuilles disposées en croix et ayant chacune à leur aisselle un bourgeon nettement visible. Les nœuds supérieurs ont trois feuilles verticillées.
- Fig. 2. — Coupe longitudinale du sommet radiculaire de l'embryon de *I. Royli*. Les cotylédons coupés dans leur milieu sont sur les côtés. La tigelle T, peu développée, montre son cône végétatif peu différencié. L'extrémité de la racine principale a sa coiffe déjà formée par quatre et cinq rangs de cellules. Le cylindre central et l'écorce sont différenciés. Sur les flancs du cylindre central on voit l'ébauche de deux jeunes racines latérales.
- Fig. 3. — Coupe longitudinale de l'embryon de *Impatiens Noli-tangere*. L'extrémité de l'axe où devrait se trouver la racine principale est nu. La coiffe n'existe pas ; l'épiderme n'est pas différencié. Sur les flancs on voit l'ébauche de quatre racines latérales disposées en deux étages, et qui sont constituées normalement, avec leur coiffe, leur cylindre central et leur manchon cortical. Un parenchyme riche en substances de réserve entoure tout cet ensemble. Cette coupe est faite dans un embryon pris dans une graine de *I. Noli-tangere* un peu avant sa maturité complète.
- Fig. 4. — Section transversale de l'extrémité de l'embryon de *I. Noli-tangere*, faite au niveau de l'insertion d'un des verticilles de racines latérales, montrant, à un plus fort grossissement que dans la figure précédente, les racines latérales déjà différenciées, alors que le cylindre central est encore simplement parenchymateux. Ces quatre racines latérales sont celles de la partie inférieure de l'embryon coupé longitudinalement et représenté figure 3.
- Fig. 5. — Section longitudinale de l'embryon de *I. scabrida*, montrant la racine primaire avec sa coiffe normale formée aux dépens de l'épiderme, et deux racines latérales déjà très développées et normalement construites. Le cotylédon de gauche est replié sur la coupe. La tigelle est encore peu différenciée.
- Fig. 6. — Section longitudinale de l'axe hypocotylé accru de *I. Noli-tangere*, lors de la germination, alors que la jeune plante a en tout de un à deux millimètres de hauteur. Au centre, le cylindre central montre des vaisseaux de bois, et sur les côtés on voit les quatre racines latérales déjà développées et sorties du parenchyme. Les deux racines les plus voisines de l'extrémité forment une sorte de fourche. La place où devrait être la racine principale est occupée par un parenchyme. A la périphérie de ce parenchyme, les cellules se sont, en partie, prolongées en poils absorbants. Quelques particules de terre sont restées accolées à la surface.
- Les figures 2, 3, 4, 5 et 6 sont des reproductions photographiques de coupes, vues à des grossissements variant de 150 à 200.

PLANCHE III

Téguments des graines et albumen.

- Fig. 1 et 2. — Cellules des cotylédons de l'*Impatiens Balsamina* avec les réserves hydrocarbonées (d'après Heinricher). Les matériaux de réserve sont déposés sous forme de parois cellulaires épaissies.
- Fig. 3, 4, 5 et 6. — Divers aspects des poils globuleux du tégument externe de *I. Balsamina*. Vus de face et de profil.
- Fig. 7. — Coupe transversale des téguments de la graine de *I. Noli-tangere*. Ep., épiderme; t. e., tégument externe; t. i., tégument interne; a. p., assise protéique.
- Fig. 8. — Épiderme externe des téguments de *I. Noli-tangere*, vus de face. Les cellules sont transformées en papilles polygonales à la base et ont leurs parois un peu épaissies.
- Fig. 9. — Papilles épidermiques des téguments de la graine de *I. parviflora*. Ces papilles réunies en lignes forment des crêtes saillantes à la surface du tégument.
- Fig. 10. — Coupe transversale des téguments de la graine de *I. Royli*. Ep., épiderme à cellules épaissies et transformées en poils massifs (mêmes lettres qu'à la figure 7).
- Fig. 11. — Épiderme externe du tégument de la graine de *I. Royli*, vu de face avec ses cellules développées en papilles sinueuses.
- Fig. 12. — Papilles épidermiques réunies en masse sur le tégument de la graine de *I. scabrida*. Ces papilles sont vues par transparence sur un lambeau d'épiderme détaché.
- Fig. 13. — Mêmes papilles vues de face et sur le côté.
- Fig. 14. — Cellules épidermiques toutes semblables, vues de face, d'un épiderme externe du tégument de la graine de *I. tricornis*.
- Fig. 15. — Coupe à travers les téguments de la graine de *I. auricoma* (mêmes lettres que pour les figures 7 et 10).
- Fig. 16. — Dessins schématiques montrant la projection sur le plan horizontal et un plan vertical d'un des poils de l'épiderme du tégument de la graine *I. Royli*, fortement grossi.
- Fig. 17. — Une cellule isolée épaissie de l'assise moyenne du tégument externe de la graine de *I. Royli*.
- Fig. 18. — Poils très développés entourés de petites papilles à parois réticulées, des téguments de la graine de *I. Sultani*.
- Fig. 19. — Coupe transversale des téguments de la graine de *I. Sultani*. Les cellules extérieures portent, par places, de longs poils, semblables à ceux qui sont représentés figures 19 et 20.
- Fig. 20. — Un poil détaché du tégument de la graine d'*I. Sultani*.
- Fig. 21. — Une cellule de l'épiderme externe du tégument de *I. Sultani*, détachée.
- Fig. 22. — Vue de face d'un des poils épidermiques réticulés de l'épiderme externe du tégument de la graine de *I. Sultani*. La base est entourée par

les six cellules épidermiques au milieu desquelles il est placé. Le corps volumineux du poil est projeté sur le plan horizontal et a, sur cette figure, la forme d'un cercle.

PLANCHE IV

Disposition des feuilles sur la tige. Cotylédons.

- Fig. 1. — Portion inférieure de l'appareil végétatif jeune d'*Impatiens scabrida*, montrant les racines adventives et la disposition des cotylédons et des feuilles, aux nœuds inférieurs.
- Fig. 2. — Diagramme montrant la disposition des feuilles chez *I. Royli*. Les feuilles verticillées forment entre elles des angles variables, 180° , 90° , 120° .
- Fig. 3. — Diagramme montrant la disposition des feuilles chez *I. scabrida*. L'angle de divergence à partir de la feuille 3 est égal à 135° , correspondant à la fraction $3/8$.
- Fig. 4. — Diagramme montrant la disposition des feuilles chez *I. Noli-tangere*. Aux cotylédons, seuls opposés, fait suite une série de feuilles très rapprochées les unes des autres avec un angle de divergence de 135° .
- Fig. 5. — Diagramme montrant la disposition des feuilles chez *I. Balsamina*. Sur le premier nœud se trouvent les cotylédons Cot. ; les premières feuilles caulinaires 1 sont opposées et au nombre de quatre sur le nœud suivant. Les feuilles 2 sont verticillées par trois. Les feuilles suivantes sont isolées et insérées en faisant un angle de divergence de $2/5$ d'abord (de la feuille 2 à la feuille 7), puis de $3/8$ ensuite, jusqu'au sommet. Les angles de divergence sont donc successivement de 180° , 90° , 120° , 144° et 135° .
- Fig. 6. — Cotylédons de *I. Royli*, soudés par un bord marginal. Les nervures médianes rejetées sur côté se terminent sur les bords du limbe, celui-ci est surtout développé du côté libre de la feuille cotylédonaire, la région où se fait la suture s'est peu accrue.
- Fig. 7. — Un cotylédon normal de *I. Royli*, lorsqu'il a atteint son complet développement. Grandeur naturelle.
- Fig. 8 et 9. — Cotylédons vus de la face supérieure et de la face inférieure de *I. scabrida*. Grandeur naturelle.
- Fig. 10. — Cotylédon de *I. Balsamina*. Grandeur naturelle.
- Fig. 11 et 12. — Cotylédons de *I. Noli-tangere*, vus des deux faces. Figure 11 face supérieure. Figure 12, face inférieure. Grandeur naturelle.
- Fig. 13. — Un cotylédon de *I. parviflora*. Grandeur naturelle.

PLANCHE V

Feuilles et appendices nectarifères. Axe hypocotylé.

- Fig. 1, 2, 3 et 4. — Feuilles ou portions inférieures de feuilles de *Impatiens Balsamina*, montrant les dents des bords de la feuille et les nectaires très développés N. e.
- Fig. 5. — Feuille de *I. Noli-tangere* entière. Les lobes latéraux existent, mais

très petits à la base du limbe. Le pétiole P ne porte aucun appendice nectarifère. Les pointes des dents sont développées.

- Fig. 6 et 7. — Une pointe du limbe de la feuille de *I. Noli-tangere*, fortement grossie. Le faisceau vasculaire f. f., formant une ramification de nervures, vient se terminer dans la partie moyenne de cette dent. La région tout à fait terminale est toujours mince et exclusivement cellulaire. Les cellules à raphides R et à mucilage y sont abondantes.
- Fig. 8. — Épiderme de la face supérieure d'une dent de la feuille âgée de *I. Noli-tangere* (d'après Beyse), montrant à la partie terminale de la dent des cellules sans méats; et à la partie moyenne des ouvertures béantes o, bordées de 3 ou 4 cellules, et des stomates st.
- Fig. 9 et 10. — Ouvertures de l'épiderme ci-dessus décrit et fortement grossies.
- Fig. 11 et 12. — Feuilles de *I. Sultani*, vues de la face supérieure et de la face inférieure; les dents du limbe s'allongent un peu vers la base de ce limbe. Il n'existe pas de nectaires foliaires à la base du pétiole.
- Fig. 13. — Feuille de *I. parviflora* âgée, montrant les dents foliaires, les lobes latéraux l. l., les nectaires extra-floraux N. e.; P. pétiole, p. f. pédoncule floral.
- Fig. 14. — Feuille d'*I. longicornu*, avec ses deux appendices nectarifères N. e., placés latéralement à la base du pétiole; p. f., pédoncule floral bifide.
- Fig. 15. — Schéma montrant la disposition et les rapports entre eux des faisceaux, f. f. et des faisceaux isolés f. i., dans la tige hypocotylée de *I. Balsamina*.
- Fig. 16. — Schéma montrant cette disposition chez *I. parviflora*.
- Fig. 17. — Réduction d'un schéma montrant chez *I. parviflora* la marche des gros faisceaux (4) et des faisceaux isolés (en petits traits) [d'après un dessin de Beyse]. A, région radiculaire; B, collet; C, axe hypocotylé; D, niveau du 1^{er} nœud. Les faisceaux allant aux feuilles sont désignés ainsi: le faisceau médian par *a*, le latéral droit par *b*, le latéral gauche par *c*; *rr* représentent les places d'insertion des racines naissant sur l'axe hypocotylé; R, les racines du collet. Les nos 1, 2, 3, 4 et les autres numéros en romain indiquent les faisceaux de la racine, constituant un premier groupe de quatre gros faisceaux et un second de quatre petits. K₁ et K₂, traces foliaires des cotylédons.
- Fig. 18. — Schéma de la structure du pétiole des feuilles chez les *Impatiens*.

PLANCHE VI

Morphologie externe des feuilles.

- Fig. 1, 2 et 3. — Feuilles de *Impatiens Royli*, vues de la face supérieure et de la face inférieure. Les bords du limbe portent des dents, *d d*, qui, vers la base du limbe, deviennent plus longues, pédicellées et sont terminées par une petite masse sphérique *ll*. A la base du pétiole et au niveau de son point d'insertion sur la tige se trouvent les deux appendices nectarifères symétriquement placés N. e.
- Fig. 4, 5, 6 et 7. — Feuilles diverses d'*I. parviflora*, montrant les dents du

limbe, les appendices de la base de ce limbe, *l l'*, légèrement renflés et les deux nectaires extra-floraux de la base du pétiole N. e.; p. f. pédoncules floraux coupés en partie.

Fig. 8 et 9. — Feuilles et pédoncules floraux d'*I. scabrida*. Les dents *d d* du limbe de la feuille sont toutes les mêmes, sauf celles du sommet qui sont un peu plus allongées que celles de la base. La masse latérale en forme d'oreille à la base du pétiole est unique : N. e., elle forme soit d'un côté, soit de l'autre, une proéminence de couleur pourpre quand elle est jeune.

PLANCHE VII

Histologie des épidermes et des nectaires extra-floraux.

Fig. 1. — Épiderme détaché, dans la région d'un nectaire foliaire de *Impatiens scabrida*. Les cellules de la face supérieure du nectaire sont transformées en papilles assez allongées et terminées par une région légèrement renflée. — G. 1/6 Werick. 280.

Fig. 2. — Poils épidermiques de la tige d'*I. scabrida*, constituant aussi bien sur la tige que sur les feuilles un duvet assez épais, surtout dans la région des nervures. — G. 2/6 Nachet. 400.

Fig. 3. — Papilles d'un nectaire, dans la région où toutes les cellules épidermiques sont transformées. Cette figure représente un lambeau de l'épiderme de la région papillifère de *I. scabrida*, vue en perspective. La figure 1 montre trois de ces papilles vues de face. — G. 1/6 Werick. 280.

Fig. 4. — Épiderme à cellules allongées, vu de face, d'une tige de *I. scabrida*, dans la région où les poils n'existent pas. Les cellules toutes allongées dans le sens même de la tige sont parfois colorées en rouge par un pigment soluble dans l'alcool. — G. 2/6 Nachet. 400.

Fig. 5. — Lambeau d'épiderme détaché du sommet d'un appendice nectarifère de *I. Royli*. Les cellules polygonales de la partie centrale sont vivement colorées en rouge à l'état frais et sont entourées de cellules plus claires également polygonales vues de face. Cette région représente la partie périphérique qui s'étend sur le tissu S figuré planche VII, figure 7, en section longitudinale et correspond également à la portion indiquée par la lettre *a* dans les figures 3 et 4 de la planche VIII. — G. 2/6 Nachet. 400.

Fig. 6. — Épiderme à cellules sinueuses et pilifères de la face inférieure de la feuille de *I. scabrida*. — G. 2/6 Nachet. 400.

La cuticule des parois des poils paraît striée longitudinalement.

Fig. 7. — Section transversale d'un appendice nectarifère de *I. Royli*. Cette section est faite dans un appendice un peu plus développé que celui qui a été représenté en section longitudinale, figure 7, planche VIII; ces deux figures se complètent d'ailleurs l'une par l'autre. — G. 2/3 Nachet. 100.

Fig. 8. — Section transversale de l'appendice nectarifère de *I. scabrida*, au moment où cet appendice a atteint sa complète activité. Le tissu S formé de nombreuses petites cellules est en voie de destruction partielle de ses parois cellulaires. — G. 2/3 Nachet. 100.

- Fig. 9. — Quelques cellules du tissu terminal S d'un nectaire, fortement grossies (2/6 Nachet) avec une cellule à raphides.
- Fig. 10. — Section transversale d'un faisceau du tissu conducteur, au moment où il va se terminer dans les petites ramifications vasculaires de l'appendice nectarifère. — G. 2/6 Nachet. 400.

PLANCHE VIII

Morphologie externe et interne des nectaires extra-floraux.

- Fig. 1. — Section transversale, dans la région d'un nœud, d'une tige âgée, très développée, de *Impatiens Royli*. Cette section passe à la base du nœud et est vue de la partie inférieure. F₁, F₂, F₃ pétioles des feuilles formant une carène se prolongeant sur les faces de la tige, qui, à cette hauteur, donne une section triangulaire; *ff* représentent le tissu conducteur lignifié en partie. M moelle très développée dans la région des nœuds. I, I; II, II; III, III représentent les appendices nectarifères de chaque côté de la base des pétioles. Grandeur naturelle.
- Fig. 2. — La même section vue de la face supérieure. Les indications sont les mêmes que pour la figure ci-dessus. p. f., pédoncules floraux développés à l'aisselle des feuilles.
- Fig. 3. — Divers aspects que présentent les appendices latéraux de la base du pétiole. La massue de la partie supérieure paraît porter une cavité *a*, ou mieux une région différenciée et visqueuse; ces organes sont représentés fortement grossis.
- Fig. 4. — Les lobes latéraux de la base du pétiole, dans la région de celui-ci qui est voisine du limbe élargi. Les lobes des bords du limbe se transforment insensiblement en pointes formant les dents ordinaires de la feuille; ceux du pétiole ont la forme en massue et ont tendance à être constitués comme les lobes de la base, figurés en 1 et 2.
- Fig. 5. — Schéma montrant la section d'une tige de l'*Impatiens Royli* dans la région d'un entre-nœud. p. c., parenchyme cortical à chlorophylle, *ff*, système conducteur formé par six gros cordons vasculaires avec liber et bois et logé au milieu du tissu conjonctif; celui-ci est situé sur les bords seulement. La région centrale bordée par le tissu médullaire est creuse.
- Fig. 6. — Section longitudinale d'un nectaire foliaire de *I. Balsamina*, pris sur une feuille encore jeune et avant son complet développement. — G. 2/3 Nachet. 100.
- Fig. 7. — Section longitudinale d'un lobe en massue de la base du pétiole de *I. Royli*, dont la forme générale est donnée sur la même planche, figures 1, 2 et 3. Cette section passe exactement par la région *a* du sommet de l'appendice nectarifère. Elle est faite dans un organe un peu moins développé que celui qui est représenté en section transversale et appartenant à la même espèce, planche VII, figure 7. — G. 2/3 Nachet. 100.
- Fig. 8. — Section longitudinale de ce même organe chez *I. scabrida*. L'appendice nectarifère étant coupé longitudinalement, il résulte par suite de sa disposition et de ses rapports avec le pétiole foliaire que ce dernier est

coupé transversalement. Sur cette figure, on voit les relations qui existent entre le tissu conducteur du pétiole et celui de l'appendice latéral. Il se détache du système conducteur de la feuille pour venir se terminer dans la région presque terminale du lobe, où se fait la sécrétion, en S. — G. 2/3 Nachet, 100.

- Fig. 9 et 10. — Portions très fortement agrandies de la tige et du pétiole de *I. scabrída*, montrant la disposition de l'appendice nectarifère et sa forme. C'est dans la région recourbée et en pointe *a* que se fait la sécrétion. *p* représente le pétiole de la feuille et *p. f.* le pédoncule floral à l'aisselle de cette feuille.

TROPÆOLUM

PLANCHE IX

Développement de l'embryon.

- Fig. 1. — Fruit du *Tropæolum peregrinum* mûr, coupé longitudinalement ; montrant le sac embryonnaire et la région radiculaire.
- Fig. 2. — Sac embryonnaire détaché, montrant l'embryon développé avec les deux cotylédons assez charnus, et, au sommet, la région de la radicule courbée.
- Fig. 3. — Sac embryonnaire ouvert, longtemps après la fécondation, et montrant en place le jeune embryon déjà complètement développé. Le sac embryonnaire est encore rempli de liquide dans lequel plonge, grâce à un long suspenseur, les cotylédons. Ceux-ci forment autour du suspenseur, par suite de l'accroissement de leur bord, une sorte d'oreillette déjà assez grande.
- Fig. 4. — Embryon de petite taille (fortement grossi) de *Tropæolum majus* ; un des cotylédons a été enlevé pour permettre de voir de face la forme du cotylédon restant et les deux oreillettes de chaque côté du suspenseur. La jeune plantule, déjà très développée, est apparente. La région de la radicule paraît enfermée dans le tissu formé par le suspenseur qui est volumineux à sa partie inférieure. Cet embryon dessiné et grossi avait 1/2 millimètre de hauteur, de l'extrémité du cotylédon à la portion renflée du suspenseur.
- Fig. 5. — Embryon fortement grossi et encore jeune de *Tropæolum majus*, détaché entièrement. Le suspenseur très développé est volumineux à son extrémité et porte l'embryon dont on ne voit ici que la masse cotylédonnaire déjà charnue.
- Fig. 6, 7, 8. — Jeune embryon déjà bien développé de *Tropæolum peregrinum* détaché complètement du sac embryonnaire. Cet embryon a été dessiné sous différents aspects pour permettre d'en comprendre exactement la structure. Ici (mais c'est là un cas anormal, quoique encore assez fréquent), un des cotylédons est moins développé que l'autre ; de sorte que, vu de face,

en dessus, le cotylédon supérieur Cot. 1 ne recouvre pas complètement le deuxième cotylédon Cot. 2. — Figure 6 : embryon vu de face en dessus. — Figure 7 : embryon vu de face en dessous. — Figure 8 : embryon vu de profil. Cet embryon avait 2 millimètres de hauteur et 1 à 1,5 millimètre de largeur.

- Fig. 9. — Photographie d'une section d'un petit embryon de *Tropæolum peregrinum*, montrant les deux tissus qui constituent au sommet de la racine jeune les deux enveloppes formant la coiffe normale et la coiffe surnuméraire formée, dans ce cas, par le suspenseur (pour plus amples explications, se reporter au texte, page 153 et suivantes).
- Fig. 10. — Un stade embryonnaire moins avancé, montrant à deux grossissements différents la grosse masse des cotylédons suspendue à l'extrémité du suspenseur (G. 1/4 et 1/6 Werick). 100 et 280.
- Fig. 11. — Suspenseur détaché de l'embryon déjà très développé du *Tropæolum majus*, montrant les cellules nombreuses paraissant disposées en grappe, à l'extrémité du suspenseur. Ce suspenseur dessiné avec le relief qu'il présente réellement lorsqu'il est frais a été fortement grossi (schéma).
- Fig. 12. — Un jeune cotylédon de *Tropæolum majus*, au moment de la germination. Il est trilobé.
- Fig. 13. — Schéma représentant la figure 25 d'Hegelmaier (50/1) [voir texte page 145].
- Fig. 14. — Schéma général montrant la structure du sommet de la radicule. Cette figure est, en réalité, la reproduction schématisée et réduite de la photographie de la coupe représentée figure 9.
- Fig. 15. — Reproduction de la figure 27 d'Hegelmaier, montrant, Cot., les sommets des cotylédons coupés; cal, la région de la coiffe au sommet de laquelle est figuré le suspenseur (voir texte, page 146).
- Fig. 16. — Corps à trois branches décrit par Schacht : sp, suspenseur; Em., embryon, a et b, prolongements latéraux du corps embryonnaire.
- Fig. 17. — Un stade embryonnaire, montrant dans le sac embryonnaire de *Tropæolum* le corps à trois branches en voie de formation : a et b, branches latérales; sp, suspenseur. — G. 1/4 Werick. 100.
- Fig. 18. — Reproduction de la figure 22 de Schacht, montrant un schéma de l'organisation de l'embryon quand la racine r commence à se former.
- Fig. 19. — Sac embryonnaire du *Tropæolum* très développé. Le suspenseur déjà fortement accru porte à son extrémité l'embryon Em. Les deux branches latérales du corps à trois branches sont en partie visibles en a et b. — G. 1/4 Werick. 100.

PLANCHE X

Morphologie externe des feuilles et des cotylédons.

- Fig. 1, 2 et 3. — Feuilles allongées entières de *Tropæolum longifolium* (Turcq.) [de la Nouvelle-Grenade], vues par la face supérieure et par la face inférieure.
- Fig. 4 et 5. — Feuilles palmatilobées de *Tropæolum ciliatum* (Ruiz et Pavon) [du Chili], vues par les deux faces supérieure et inférieure. Les lobes sont

presque entièrement séparés les uns des autres et sont au nombre de six, dont un très petit.

Fig. 6 et 7. — Jeunes feuilles du sommet de la tige de *Tropæolum peregrinum* (Jacq.). Les lobes sont au nombre de cinq. La nervure principale se termine brusquement dans le voisinage des bords de la feuille. Les nervures de chaque lobe sont médianes et se terminent dans le petit mucron médian du sommet du lobe.

Fig. 8 et 9. — Feuilles adultes de *Tropæolum peregrinum* cultivé et de *Tropæolum aduncum* de Smith, provenant de la Bolivie.

Fig. 10. — Feuilles cotylédonaire très jeunes de *Tropæolum minus*. Les feuilles peltées portent trois lobes rudimentaires qui n'existent plus chez les feuilles ordinaires caulinaires.

Fig. 11. — Feuilles cotylédonaire de *Tropæolum majus* déjà fortement accrues. Ces feuilles vues sur les deux faces ont presque la forme circulaire des feuilles normales de Capucine, mais portent cependant encore trois lobes réduits, dont l'un médian et deux latéraux. Ces feuilles constituent une sorte de forme de passage entre les feuilles entières de certaines espèces et les feuilles lobées des *Tropæolum ciliatum* et *Trop. aduncum*, et autres.

N. B. — Par suite de la reproduction phototypique des dessins ou photographies primitives faites par l'auteur, toutes les figures ont été réduites d'environ un tiers de leur grandeur réelle.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	1
Ordre suivi dans l'exposé des faits.	4
Sujets d'études	5
Diagnose des espèces étudiées : Impatiens	6
— — — : Tropæolum	9
Technique : 1° pour l'étude de l'embryon.	11
2° — des tiges, feuilles et courses de faisceaux	13

IMPATIENS

Études des graines. Historique	16
Description des graines de Balsamines.	23
a) Caractères histologiques de l'embryon dans la graine mûre et à la germination.	23
I. Balsamina	23
I. Noli-tangere	29
Sa germination particulière.	33
I. parviflora	39
I. Royli.	40
I. scabrida	42
I. longicornu	42
I. Sultani.	42
I. auricoma	45
b) Téguments séminaux et albumen.	49
Tableau résumant les caractères des diverses graines	62
Appareil végétatif	62
a) Racines	62
b) Axe hypocotylé et cotylédons.	67
c) Tige et disposition des feuilles sur la tige	76
Anatomie des feuilles	94
a) Morphologie externe.	95
b) Structure histologique du limbe.	104
Tableau résumant les caractères du limbe et du pétiole.	109
Structure histologique des dents des bords de la feuille.	110
— — du pétiole.	113
— — des appendices du pétiole.	116

TROPÆOLUM

	Pages.
Graine et fruit des Capucines, généralités	137
a) Historique	142
b) Développement de l'embryon.	147
c) Germination	155
Appareil végétatif foliaire.	156
CONCLUSIONS.	160
EXPLICATION DES PLANCHES.	165

PLANCHES DE I à X

Impatiens.

	Planches.
Embryons en voie de germination.	I
Appareil végétatif et sections d'embryons.	II
Téguments des graines et albumen	III
Disposition des feuilles sur la tige. Cotylédons	IV
Feuilles et appendices nectarifères. Axe hypocotylé	V
Morphologie externe des feuilles.	VI
Histologie des épidermes et des nectaires extra-floraux.	VII
Morphologie externe et interne des nectaires extra-floraux	VIII

Tropæolum.

Développement de l'embryon.	IX
Morphologie externe des feuilles et des cotylédons.	X

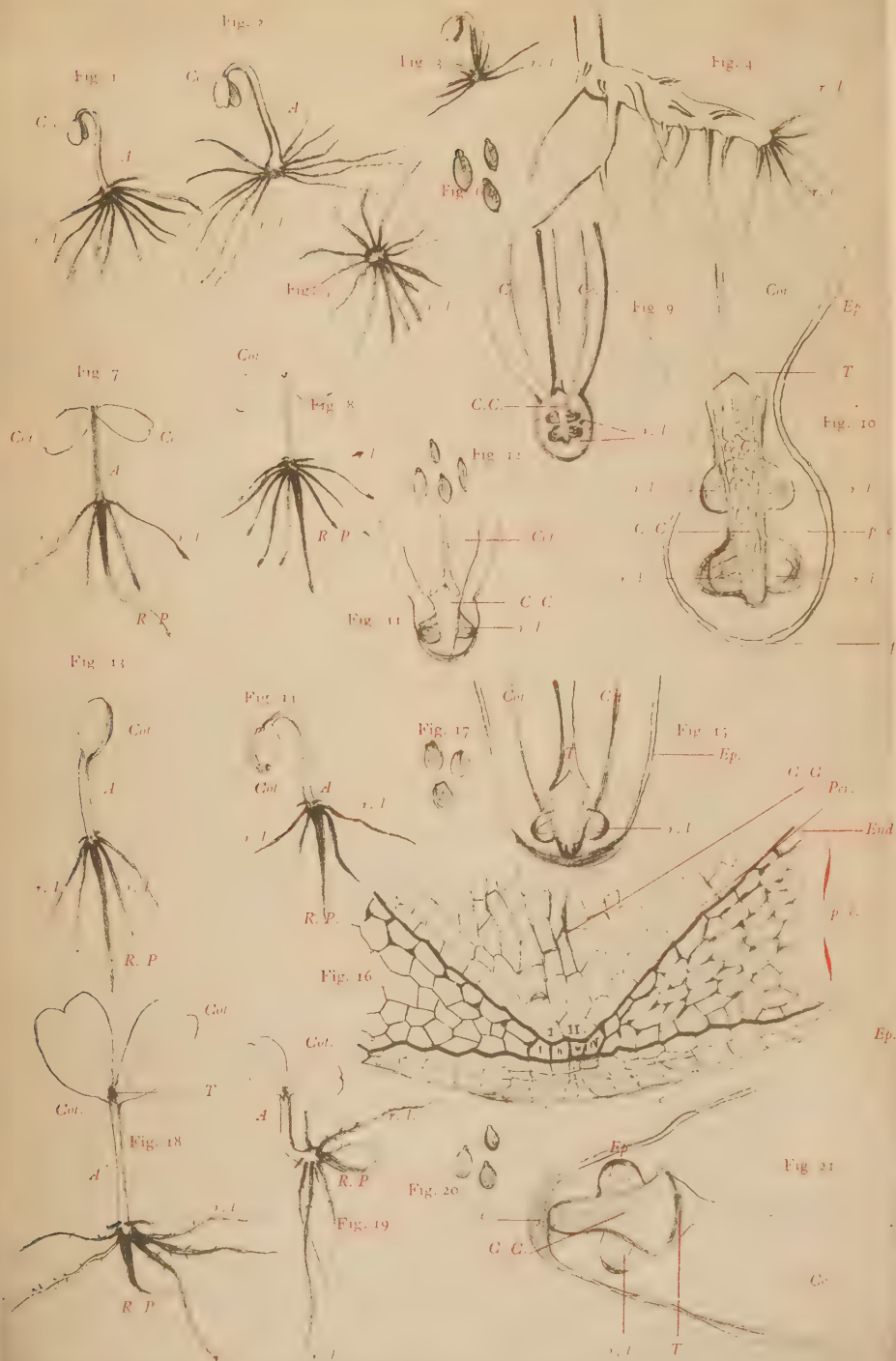


Fig. 1



Fig. 2

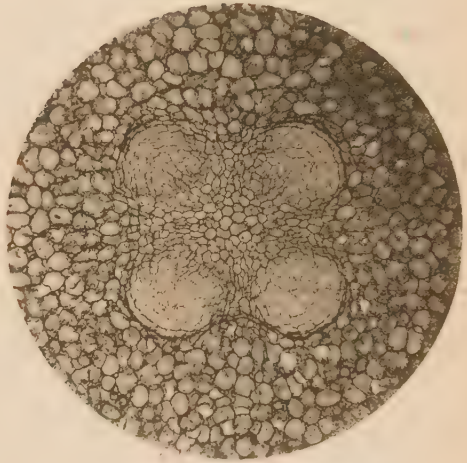
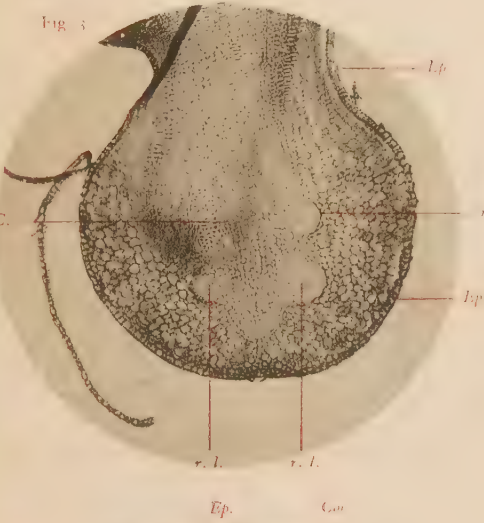


Fig. 3

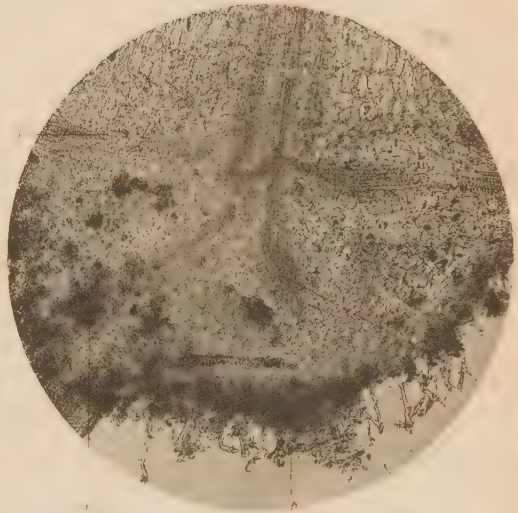
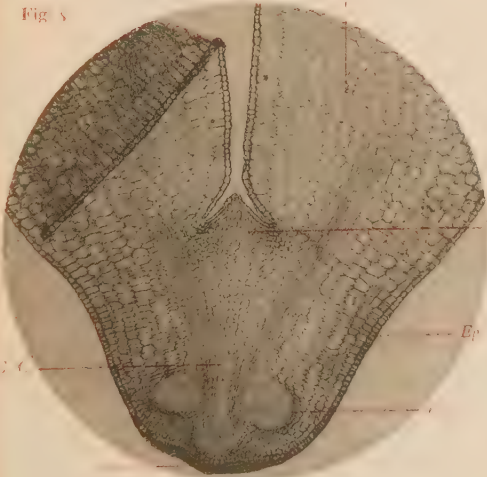


Fig. 1

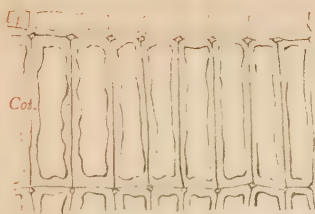


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 7

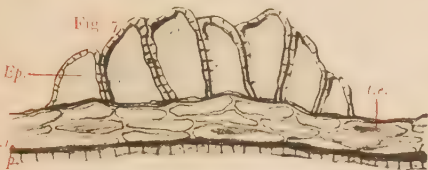


Fig. 8

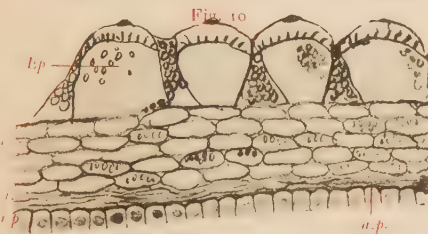


Fig. 10

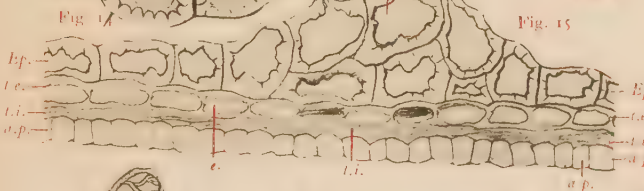


Fig. 11



Fig. 12

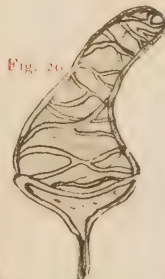


Fig. 13



Fig. 14

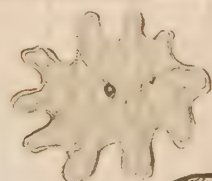


Fig. 16

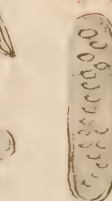


Fig. 17



Fig. 18

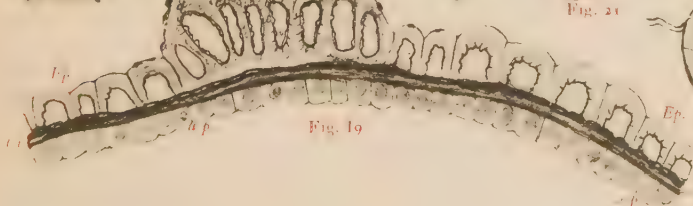
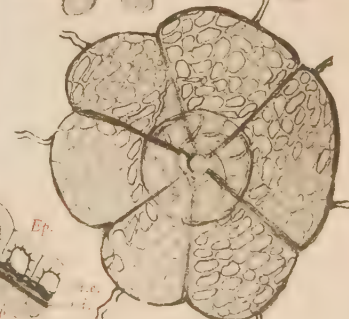


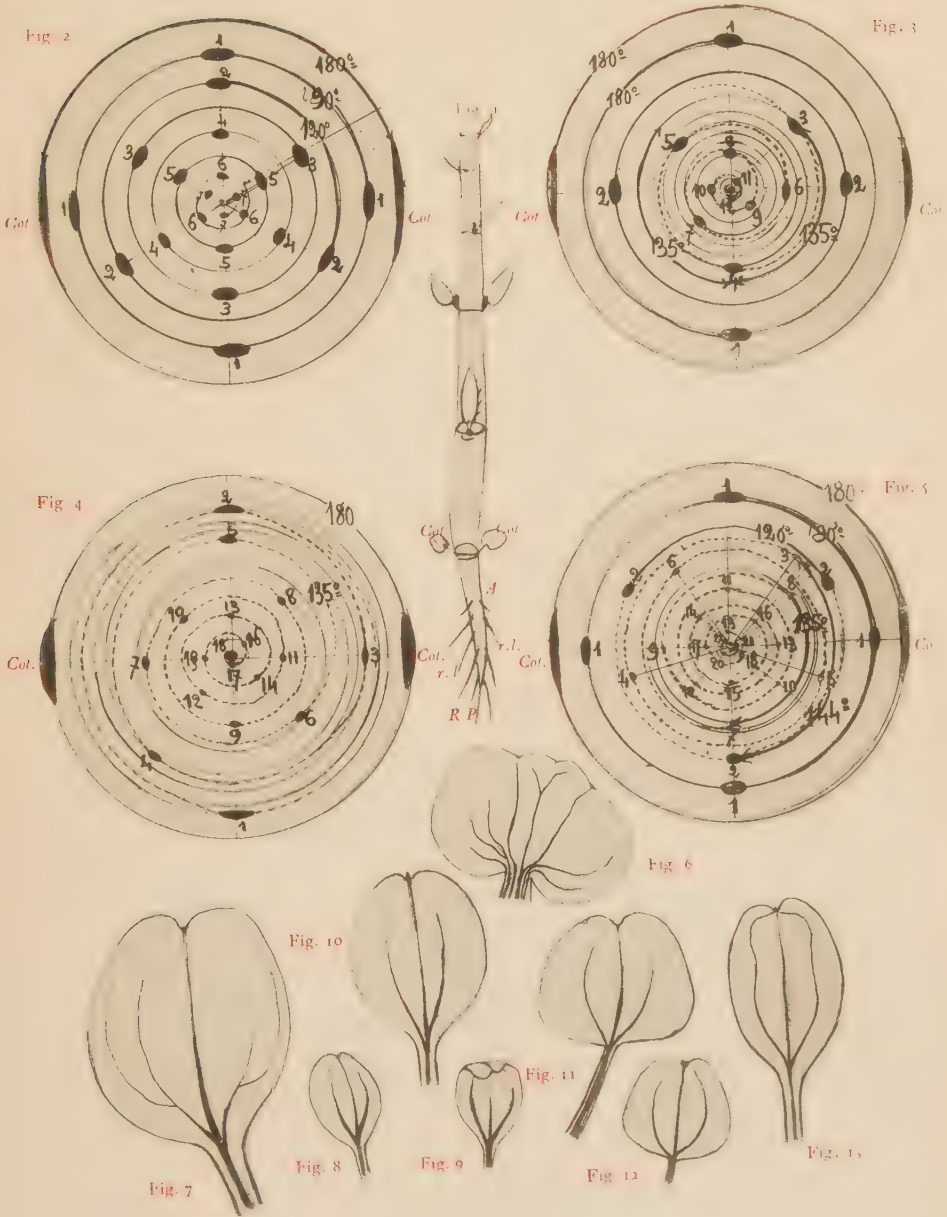
Fig. 19



IMPATIENS

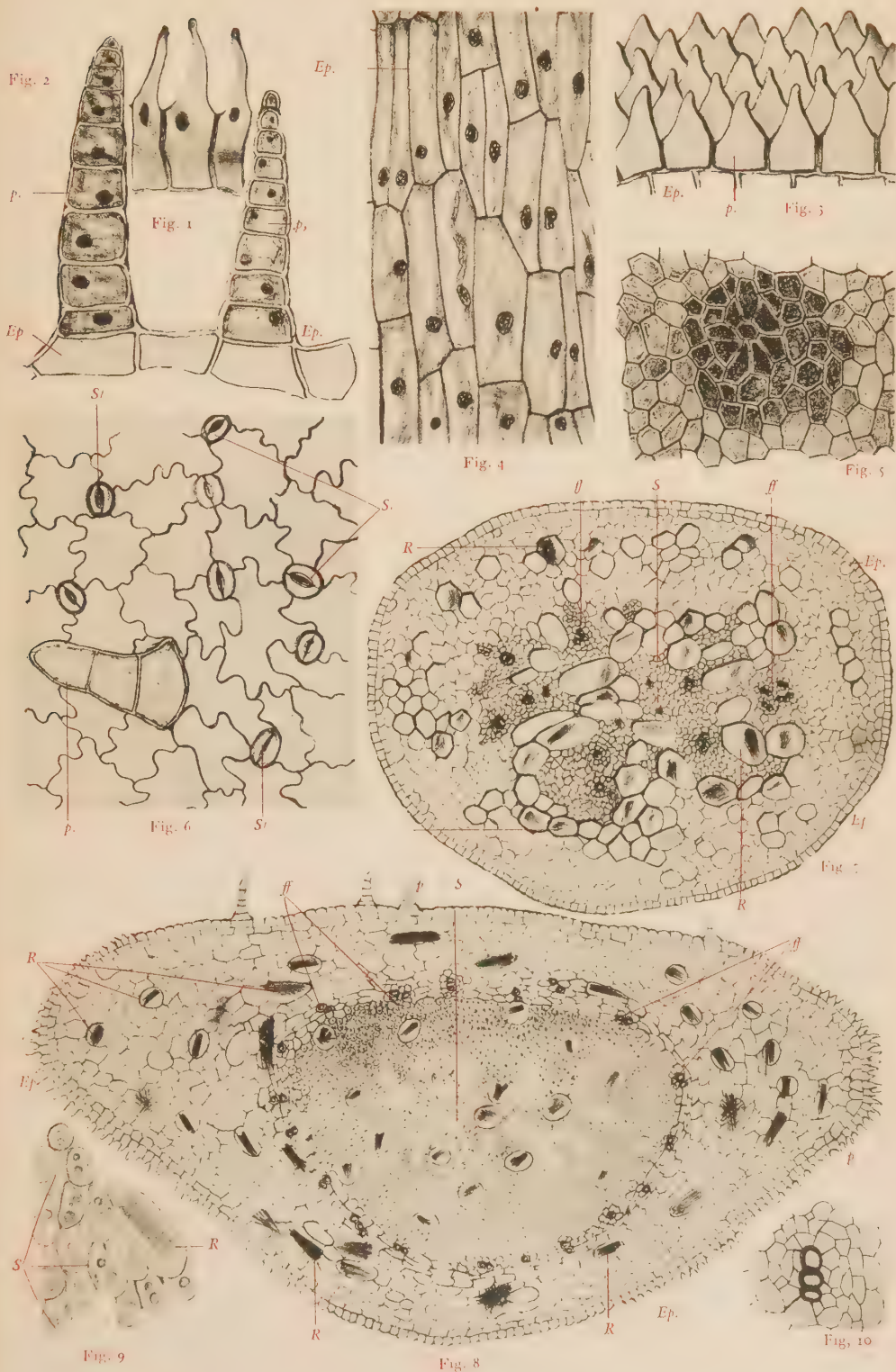
Disposition des Feuilles sur la tige. Cotylédons.

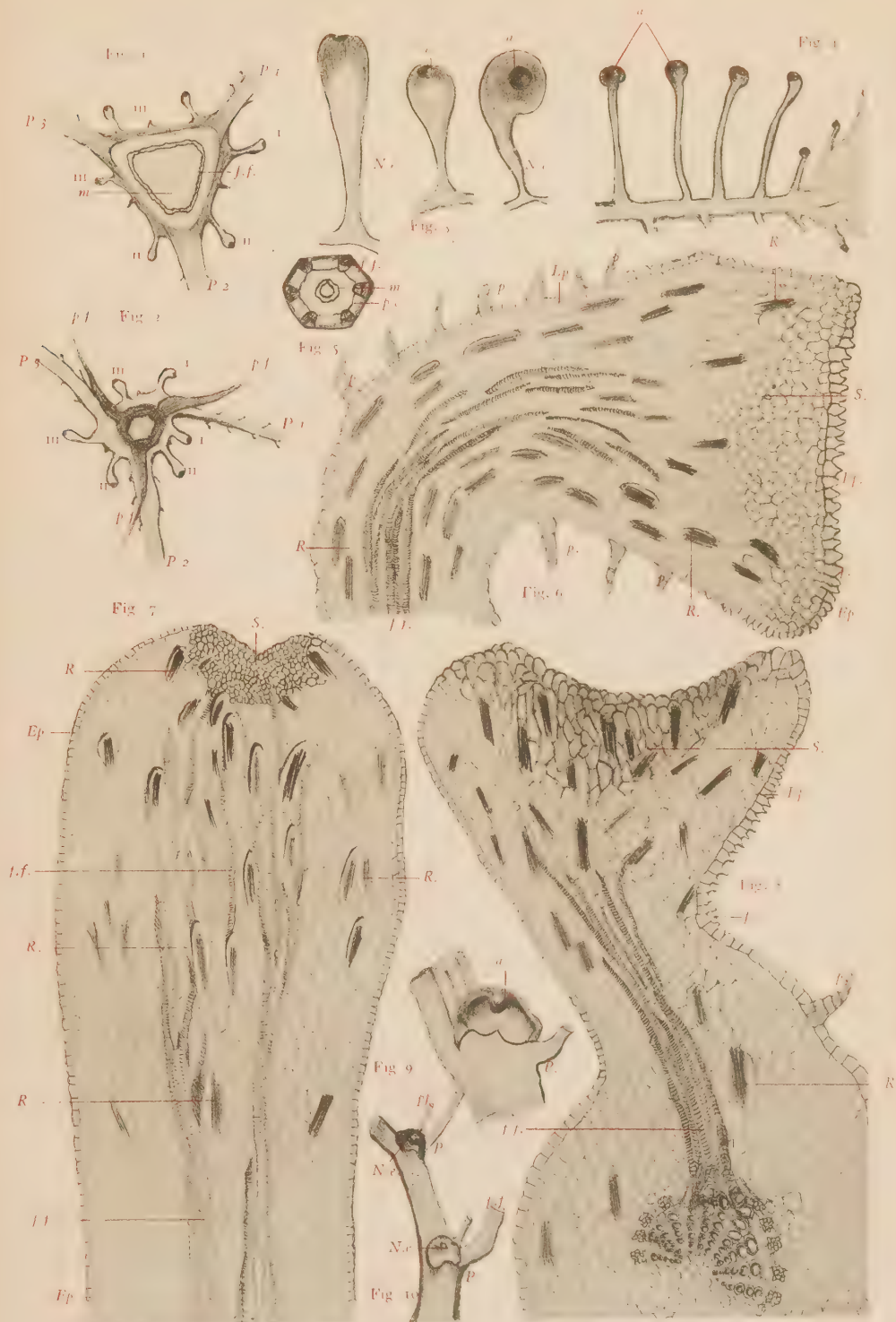
Pl. IV.











TROPAEOLUM

Développement de l'Embryon.

Pl. 1.



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



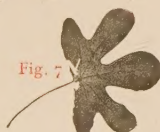
Fig. 10



Fig. 6



Fig. 7



P.

Fig. 8

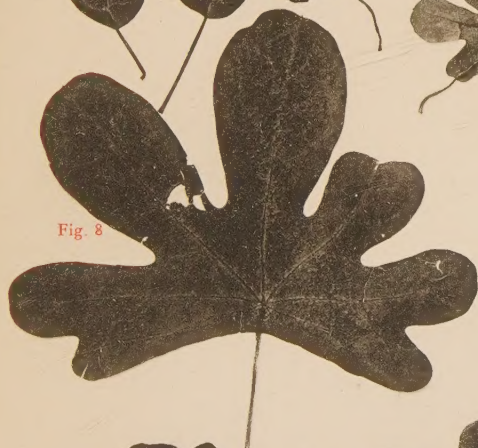


Fig. 9



Fig. 11



Fig. 11



